

EESTI VABARIIGI TARTU ÜLIKOOLI
TOIMETUSED

ACTA ET COMMENTATIONES
UNIVERSITATIS TARTUENSIS
(DORPATENSIS)

A

MATHEMATICA, PHYSICA, MEDICA

XI

TARTU 1927

EESTI VABARIIGI TARTU ÜLIKOOLI
TOIMETUSED

ACTA ET COMMENTATIONES
UNIVERSITATIS TARTUENSIS
(DORPATENSIS)

A

MATHEMATICA, PHYSICA, MEDICA

XI

TARTU 1927

Sisukord. — Contenta.

1. **Theodor Lippmaa.** Pigmenttypen bei Pteridophyta und Anthophyta.
II. Spezieller Teil.
 2. **Michael Haltenberger.** Landeskunde von Eesti. IV—V. Die Siedlungs- und geopolitische Struktur des Landes.
 3. **Hans Scupin.** Epirogenese und Orogenese im Ostbaltikum.
 4. **K. Schlossmann.** Mikroorganismide kui bioloogiliste reaktiivide tähtsusest keemias.
Résumé: Le rôle des ferments microbiens dans la chimie.
 5. **J. Sarv.** Ahmese geomeetrilised joonised.
Referat: Die geometrischen Figuren des Ahmes.
 6. **K. Jaansoon-Orviku.** Beiträge zur Kenntnis der Aseri- und der Tallinna-Stufe in Eesti. I.
-

PIGMENTTYPEN BEI PTERIDOPHYTA UND ANTHOPHYTA

VON

THEODOR LIPPMAA

II. SPEZIELLER TEIL

TARTU 1926

Inhaltsverzeichnis.

II. Spezieller Teil.

	Seite		Seite
Einleitung	3	<i>Leguminosae</i>	138
Pteridophyta.		<i>Geraniaceae</i>	140
<i>Ophioglossaceae</i>	13	<i>Tropaeolaceae</i>	144
<i>Polypodiaceae</i>	14	<i>Rutaceae</i>	145
<i>Equisetaceae</i>	18	<i>Euphorbiaceae</i>	146
<i>Lycopodiaceae</i>	19	<i>Empetraceae</i>	147
<i>Selaginellaceae</i>	20	<i>Anacardiaceae</i>	149
Gymnospermae.		<i>Aquifoliaceae</i>	150
<i>Ginkgoaceae</i>	20	<i>Celastraceae</i>	151
<i>Taxaceae</i>	21	<i>Aceraceae</i>	152
<i>Pinaceae</i>	22	<i>Hippocastanaceae</i>	158
Monocotyledoneae.		<i>Sapindaceae</i>	158
<i>Potamogetonaceae</i>	29	<i>Rhamnaceae</i>	159
<i>Cyperaceae</i>	30	<i>Vitaceae</i>	160
<i>Araceae</i>	34	<i>Tiliaceae</i>	162
<i>Liliaceae</i>	35	<i>Guttiferae</i>	164
<i>Burmanniaceae</i>	43	<i>Cistaceae</i>	165
<i>Orchidaceae</i>	44	<i>Thymelaeaceae</i>	165
Dicotyledoneae.		<i>Lythraceae</i>	166
<i>Salicaceae</i>	46	<i>Combretaceae</i>	167
<i>Myricaceae</i>	50	<i>Myrtaceae</i>	167
<i>Juglandaceae</i>	51	<i>Oenotheraceae</i>	168
<i>Betulaceae</i>	53	<i>Araliaceae</i>	170
<i>Fagaceae</i>	61	<i>Umbelliferae</i>	170
<i>Ulmaceae</i>	64	<i>Cornaceae</i>	173
<i>Moraceae</i>	65	<i>Ericaceae</i>	174
<i>Urticaceae</i>	66	<i>Primulaceae</i>	189
<i>Aristolochiaceae</i>	67	<i>Oleaceae</i>	195
<i>Polygonaceae</i>	68	<i>Gentianaceae</i>	197
<i>Chenopodiaceae</i>	76	<i>Apocynaceae</i>	200
<i>Aizoaceae</i>	79	<i>Borraginaceae</i>	200
<i>Caryophyllaceae</i>	80	<i>Labiatae</i>	200
<i>Nymphaeaceae</i>	82	<i>Solanaceae</i>	206
<i>Ranunculaceae</i>	84	<i>Scrophulariaceae</i>	207
<i>Berberidaceae</i>	91	<i>Orobanchaceae</i>	211
<i>Papaveraceae</i>	94	<i>Lentibulariaceae</i>	212
<i>Cruciferae</i>	95	<i>Plantaginaceae</i>	212
<i>Resedaceae</i>	101	<i>Rubiaceae</i>	214
<i>Droseraceae</i>	102	<i>Caprifoliaceae</i>	214
<i>Crassulaceae</i>	103	<i>Adoxaceae</i>	219
<i>Saxifragaceae</i>	105	<i>Cucurbitaceae</i>	220
<i>Hamamelidaceae</i>	111	<i>Dipsacaceae</i>	220
<i>Rosaceae</i>	112	<i>Campanulaceae</i>	221
		<i>Compositae</i>	222

sowohl der Anthocyanine wie der Hämatokarotinoide entbehren [000]. Andererseits stellte es sich heraus, dass bei den beiden erstgenannten Gruppen die Assimilationsorgane bei gewissen Pflanzen in bestimmtem Alter die roten Pigmente nie ausbilden, so dass man annehmen muss, dass ihnen auch das Vermögen diese zu bilden abgeht (Bezeichnung: 0), während in anderen Fällen der Mangel an roten Pigmenten (Bezeichnung: (1)) dadurch bedingt ist, dass die Aussenbedingungen der Pigmentbildung ungünstig sind. Da bei den Veränderungen, die in den Assimilationsorganen stattfinden, deren Jugendstadium, das erwachsene Organ und dessen Altersstadium in Betracht gezogen werden, so ergeben sich die Kombinationen A [111], A [1(1)0], C [1(1)(1)] etc., deren eingehende Charakteristik im allgemeinen Teil dieser Arbeit bereits gegeben ist. Da, wo die Assimilationsorgane mehrere Vegetationsperioden überdauern, beobachtet man die Kombinationen A [1(1)1..1], [000..0] etc.

Um die Übersicht zu erleichtern, folgt weiter unten eine Liste der von mir untersuchten Arten mit Bezeichnung der beobachteten Pigmentkombinationen. Die Arten, deren Nummern fett gedruckt sind, sind eingehender untersucht und eignen sich dazu, einen Überblick über die typischen Fälle zu erhalten.

Pteridophyta.

Ophioglossaceae.

- (1) *Ophioglossum vulgatum*, (2) *Botrychium lunaria*: [000].

Polypodiaceae.

- (3) *Onoclea struthiopteris*, (4) *Nephrodium spinulosum*, (5) *N. thelypteris*, (6) *Asplenium ruta muraria*, (7) *Athyrium filix femina*, (8) *Pteridium aquilinum*, (9) *Polypodium vulgare*, (10) *Woodsia ilvensis rufidula*, (11) *Cystopteris fragilis*, (12) *Nephrodium cristatum*, (13) *N. dryopteris*, (14) *N. filix mas*, (15) *N. phegopteris*, (16) *Asplenium trichomanes*: [000].

Equisetaceae.

- (17) *Equisetum heleocharis*: C [1(1)1]; (18) *E. variegatum*.

Lycopodiaceae.

- (19) *Lycopodium annotinum*, (20) *L. clavatum*, (21) *L. complanatum anceps*, (22) *L. complanatum chamaecyparissus*, (23) *L. inundatum*, (24) *L. selago*: [000].

Gymnospermae.

Ginkgoaceae.

(25) *Ginkgo biloba*: [000].

Taxaceae.

(26) *Podocarpus latifolia*; (27) *Taxus baccata*.

Pinaceae.

(28) *Larix dahurica*: A [1(1)(1)] + A [000]?; (29) *Pinus silvestris*: iA [111..1] + A [000..0]; (30) *P. montana*; (31) *P. pyrenaica*; (32) *P. pinaster*; (33) *P. halepensis*; (34) *Callitris rhomboidea*; (35) *Thuja orientalis*; (36) *Juniperus communis*: C [111..1] + C [1(1)1..1], C [(1)(1)(1)..(1)].

Monocotyledoneae.

Potamogetonaceae.

(37) *Potamogeton natans*: C [1(1)1].

Cyperaceae.

(38) *Eriophorum polystachium*: A [1(1)1]; (39) *E. vaginatum*: A [000]; (40) *Scirpus parvulus*: iC [111]; C [(1)(1)(1)]; (41) *Heleocharis unigumis*: iC [111], C [1(1)1], C [(1)(1)(1)]; (42) *Rhynchospora alba*: [000].

Araceae.

(43) *Calla palustris*: A [1(1)0].

Liliaceae.

(44) *Veratrum nigrum*; (45) *Allium victorialis*: A [000]; (46) *Erythronium dens canis*: A [1(1)0]; (47) *Majanthemum bifolium*: A [000]; (48) *Polygonatum multiflorum*: A [1(1)0]; (49) *P. officinale*; (50) *Convallaria majalis*: A [(1)00]; (51) *Paris quadrifolia*: A [(1)(1)(1)].

Orchidaceae.

(52) *Ophrys muscifera*: A [000]; (53) *Orchis rivini* (Albino): A [000]; (54) *Herminium monorchis*: [000]; (55) *Epipactis rubiginosa*: iA [111], A [(1)(1)(1)]; (56) *Neottia nidus avis*: hC [111].

Dicotyledoneae.

Salicaceae.

- (57) *Populus tremula*: A [1(1)1]; (58) *Salix repens rosmarinifolia*: A [1(1)0].

Myricaceae.

- (59) *Myrica gale*.

Juglandaceae.

- (60) *Juglans mandshurica*: A [1(1)0]; (61) *Pterocarya caucasica*.

Betulaceae.

- (62) *Corylus avellana*: A [1(1)0]; (63) *C. avellana* var. *atropurpurea*: + A [111]; (64) *Betula verrucosa*: A [1(1)0]; (65) *Betula humilis*: A [1(1)(1)]; (66) *Betula nana*: A [1(1)1]; (67) *Alnus incana*: A [1(1)0].

Fagaceae.

- (68) *Fagus sylvatica*: A [(1)(1)0]; (69) *F. sylvatica* var. *atropurpurea*: + A [111]; (70) *Quercus pedunculata*: A [1(1)0].

Ulmaceae.

- (71) *Ulmus montana*: A [1(1)0].

Moraceae.

- (72) *Morus alba*: A [1(1)0].

Urticaceae.

- (73) *Urtica dioeca*: A [1(1)(1)].

Aristolochiaceae.

- (74) *Asarum europaeum*; (75) *Aristolochia macrophylla*: A [1(1)0].

Polygonaceae.

- (76) *Rumex acetosa pratensis*: A [1(1)1]; (77) *R. acetosella*: A [1(1)1]; (78) *R. acetosella angustifolius*: iA [111]; (79) *R. aquaticus*; (80) *Rheum Rhaponticum*: A [1(1)0]; (81) *Polygonum convolvulus*: A [1(1)1], iA [111]; (82) *P. hydropiper*: A [1(1)1].

Chenopodiaceae.

- (83) *Atriplex hastata* var. *salinum*: iA [111]; (84) *A. litorale*: A [(1)(1)(1)]; (85) *Salicornia herbacea*: iA [111]; (86) *Suaeda maritima*; (87) *Obione pedunculata*: A [(1)(1)(1)].

Aizoaceae.

- (88)
- Mesembrianthemum pinnatifidum*
- : A [1(1)(1)].

Caryophyllaceae.

- (89)
- Honckenya peploides*
- : A [000]; (90)
- Herniaria glabra*
- : A [(1)(1)(1)]; (91)
- Coronaria flos cuculi*
- : A [1(1)1].

Nymphaeaceae.

- (92)
- Nuphar luteum*
- : A [000]; (93)
- Nymphaea alba*
- .

Ranunculaceae.

- (94)
- Caltha palustris*
- ; (95)
- Trollius europaeus*
- : A [1(1)0]; (96)
- Aquilegia vulgaris*
- : A [1(1)1]; (97)
- Anemone altaica*
- : A [1(1)(1)]; (98)
- A. nemorosa*
- : A [1(1)(1)]; (99)
- A. ranunculoides*
- : A [1(1)(1)]; (100)
- A. silvestris*
- : A [1(1)1]; (101)
- Ranunculus auricomus*
- : A [1(1)0]; (102)
- R. cassubicus*
- : A [1(1)0]; (103)
- Ficaria verna*
- : A [1(1)0].

Berberidaceae.

- (104)
- Berberis vulgaris*
- : A [1(1)1]; (105)
- Berberis sibirica*
- : A [1(1)1]; (106)
- Mahonia aquifolium*
- : A [1(1)1..1].

Papaveraceae.

- (107)
- Chelidonium majus*
- : A [1(1)(1)], A [(1)(1)(1)].

Cruciferae.

- (108)
- Lepidium latifolium*
- ; (109)
- Cochlearia danica*
- : A [(1)(1)(1)]; (110)
- Alliaria alliaria*
- : A [1(1)1]; (111)
- Cakile maritima*
- ; (112)
- Isatis tinctoria*
- : A [1(1)(1)]; (113)
- Hutchinsia petraea*
- : iA [111]; (114)
- Draba incana*
- : A [1(1)(1)]; (115)
- Erophila verna*
- ; (116)
- Turritis glabra*
- ; (117)
- Erysimum hieraciifolium*
- : A [1(1)1].

Resedaceae.

- (118)
- Reseda alba*
- ; (119)
- R. complicata*
- ; (120)
- R. lutea*
- ; (121)
- R. odorata*
- ; (122)
- R. virgata*
- : C [1(1)(1)], C [(1)(1)(1)].

Droseraceae.

- (123)
- Drosera rotundifolia*
- : A [1(1)(1)]; (124)
- D. anglica*
- .

Crassulaceae.

- (125)
- Sedum acre*
- : A [(1)1(1)..(1)]; (126)
- S. album*
- : A [(1)1(1)..(1)], iA [111..1]; (127)
- S. hybridum*
- : A [(1)1(1)..1].

Saxifragaceae.

- (128) *Bergenia cordifolia*: A [(1)1(1)..1]; (129) *Saxifraga granulata*: A [1(1)1]; (130) *S. tridactylites*: iA [111]; (131) *Chrysosplenium alternifolium*: A [000]; (132) *Parnassia palustris*: A [000]; (133) *Ribes alpinum*: A [1(1)0], A [(1)(1)0].

Rosaceae.

- (134) *Spiraea trilobata*: A [1(1)1]; (135) *S. media*; (136) *S. chamaedrifolia*; (137) *Cotoneaster vulgaris nigra*; (138) *C. vulgaris integerrima*: A [1(1)1]; (139) *Pirus aucuparia*: A [1(1)1]; (140) *Crataegus sanguinea*; (141) *Rubus chamaemorus*: A [1(1)1]; (142) *R. saxatilis*: A [1(1)1], A [1(1)(1)]; (143) *Fragaria vesca*: A [1(1)1], A [(1)(1)(1)]; (144) *F. viridis*: A [1(1)1]; (145) *Comarum palustre*: A [1(1)1]; (146) *Potentilla anserina*: A [(1)(1)1], A [(1)(1)(1)]; (147) *P. reptans*: A [1(1)(1)]; (148) *P. argentea*: A [1(1)1]; (149) *P. silvestris*: A [(1)(1)1], A [1(1)1]; (150) *P. tanacetifolia*; (151) *P. flagellaris*; (152) *Geum rivale*: A [1(1)1]; (153) *G. strictum*; (154) *Dryas octopetala*: A [(1)1(1)..0]; (155) *Ulmaria filipendula*: A [1(1)1]; (156) *U. pentapetala*: A [1(1)1]; (157) *Alchemilla vulgaris pastoralis*: A [1(1)1], A [(1)(1)1]; (158) *A. vulgaris pubescens*: A [1(1)1]; (159) *Sanguisorba officinalis*: A [1(1)1]; (160) *Prunus padus*: A [1(1)1], A [1(1)(1)]; (161) *P. lusitanica*; (162) *P. laurocerasus*: A [(1)(1)(1)].

Leguminosae.

- (163) *Anthyllis vulneraria*: A [1(1)(1)]; (164) *Caragana arborescens*: A [000]; (165) *Orobus vernus*: A [1(1)0].

Geraniaceae.

- (166) *Geranium lucidum*: A [1(1)1]; (167) *G. palustre*: A [1(1)1]; (168) *G. pratense*; (169) *G. pseudo-sibiricum*; (170) *G. robertianum*: iA [111]; (171) *G. sanguineum*: A [1(1)1].

Tropaeolaceae.

- (172) *Tropaeolum majus*: A [1(1)0], A [(1)(1)0].

Rutaceae.

- (173) *Phellodendron amurense*: A [(1)(1)0].

Euphorbiaceae.

- (174) *Mercurialis perennis*: [000]; (175) *Euphorbia alpina*: A [1(1)1]; (176) *E. altaica*: A [1(1)1]; (177) *E. esula*: A [1(1)1].

Empetraceae.

- (178) *Empetrum nigrum*: A [1(1)1..1].

Anacardiaceae.

- (179) *Rhus radicans*: A [1(1)1].

Aquifoliaceae.

- (180) *Ilex aquifolium*: A [1(1)(1)..(1)].

Celastraceae.

- (181) *Evonymus europaeus*: A [1(1)1].

Aceraceae.

- (182) *Acer mandshuricum*: A [1(1)1]; (183) *A. platanoides*: A [1(1)1];
(184) *A. platanoides* var. *purpurea*: + A [111]; (185) *A. tataricum*: A [1(1)1], A [1(1)(1)].

Hippocastanaceae.

- (186) *Aesculus hippocastanum*: A [1(1)0].

Sapindaceae.

- (187) *Koehltreuteria paniculata*: A [1(1)(1)].

Rhamnaceae.

- (188) *Frangula alnus*: A [1(1)1], A [1(1)(1)].

Vitaceae.

- (189) *Parthenocissus quinquefolius*: A [1(1)1].

Tiliaceae.

- (190) *Tilia cordata*: A [1(1)0], A [(1)(1)0].

Guttiferae.

- (191) *Hypericum perforatum*: A [1(1)1].

Cistaceae.

- (192) *Helianthemum chamaecistus*.

Lythraceae.

- (193) *Lythrum salicaria*: A [1(1)1].

Oenotheraceae.

- (194) *Epilobium hirsutum*: A [1(1)1]; (195) *Chamaenerium angustifolium*: A [1(1)1]; (196) *Circaea alpina*: iA [111].

Umbelliferae.

- (197) *Pimpinella saxifraga*: A [1(1)1]; (198) *Angelica silvestris*; (199) *Peucedanum officinale*; (200) *Heracleum sibiricum*.

Cornaceae.

- (201) *Cornus sanguinea*: A [1(1)1]; (202) *C. sibirica*.

Ericaceae.

- (203) *Ledum palustre*: A [(1)1(1)..1]; (204) *Rhododendron dahuricum*: A [1(1)1..1], A [(1)1(1)..(1)]; (205) *Azalea indica*; (206) *A. indica* flor. alb.: A [000]; (207) *Andromeda polifolia*: A [1(1)1..1]; (208) *Lyonia calyculata*: A [(1)1(1)..1]; (209) *Arctostaphylos uva ursi*: A [1(1)1..1], A [(1)(1)(1)..1]; (210) *Vaccinium myrtillus*: A [1(1)1], A [(1)(1)(1)]; (211) *V. uliginosum*: A [1(1)1], A [(1)(1)1], A [(1)(1)(1)]; (212) *V. vitis idaea*: A [1(1)1..1], A [(1)(1)(1)..1]; (213) *V. oxycoccus*: A [1(1)1..1]; (214) *Calluna vulgaris*: A [1(1)1..1], \bar{A} [000..0].

Primulaceae.

- (215) *Primula officinalis*: A [000]; (216) *P. officinalis macrocalyx*: A [000]; (217) *P. farinosa*: A [000]; (218) *Androsace septentrionalis*: A [1(1)1]; (219) *Lysimachia vulgaris*: A [1(1)0]; (220) *Trientalis europaea*: A [1(1)1]; (221) *Glaux maritima*: A [(1)(1)(1)]; (222) *Samolus Valerandi*: [000].

Oleaceae.

- (223) *Fraxinus excelsior*: A [1(1)0]; (224) *Syringa vulgaris*: A [1(1)(1)].

Gentianaceae.

- (225) *Erythraea litoralis*: C [(1)(1)1], C [(1)(1)(1)]; (226) *E. pulchella*: C [(1)(1)1], C [(1)(1)(1)]; (227) *Menyanthes trifoliata*: A [1(1)(1)].

Borraginaceae.

- (228) *Echium vulgare*: \bar{A} [000].

Labiatae.

- (229) *Brunella vulgaris*: A [1(1)(1)]; (230) *Lamium album*: A [1(1)(1)], A [(1)(1)(1)]; (231) *Galeobdolon luteum*; (232) *Calamintha acinos*: \bar{A} [111], A [1(1)1]; (233) *Thymus serpyllum*: A [1(1)1], \bar{A} [000]; (234) *Lycopus europaeus*: A [1(1)1]; (235) *Mentha arvensis*: A [1(1)(1)].

Solanaceae.

- (236) *Solanum lycopersicum*: A [1(1)0]; (237) *Physochlaena physaloides*: A [1(1)0].

Scrophulariaceae.

- (238) *Linaria vulgaris*: A[1(1)(1)], iA [111]; (239) *Veronica chamaedrys*; (240) *V. scutellata*; **(241)** *Pedicularis palustris*: A [1(1)(1)]; (242) *Melampyrum pratense*: A [1(1)(1)]; (243) *M. silvaticum*: A [1(1)(1)].

Orobanchaceae.

- (244)** *Orobanche hederæ*: hA [111].

Lentibulariaceae.

- (245)** *Pinguicula vulgaris*: A [1(1)(1)].

Plantaginaceae.

- (246)** *Plantago maritima*: A [1(1)1], \bar{A} [000].

Rubiaceae.

- (247) *Galium boreale*.

Caprifoliaceae.

- (248)** *Sambucus racemosa*: A [1(1)(1)]; **(249)** *Viburnum opulus*: A [1(1)1]; (250) *Lonicera coerulea*; (251) *L. hispida*; **(252)** *L. xylosteum*: A [1(1)(1)].

Adoxaceae.

- (253) *Adoxa moschatellina*: C [000].

Dipsaceae.

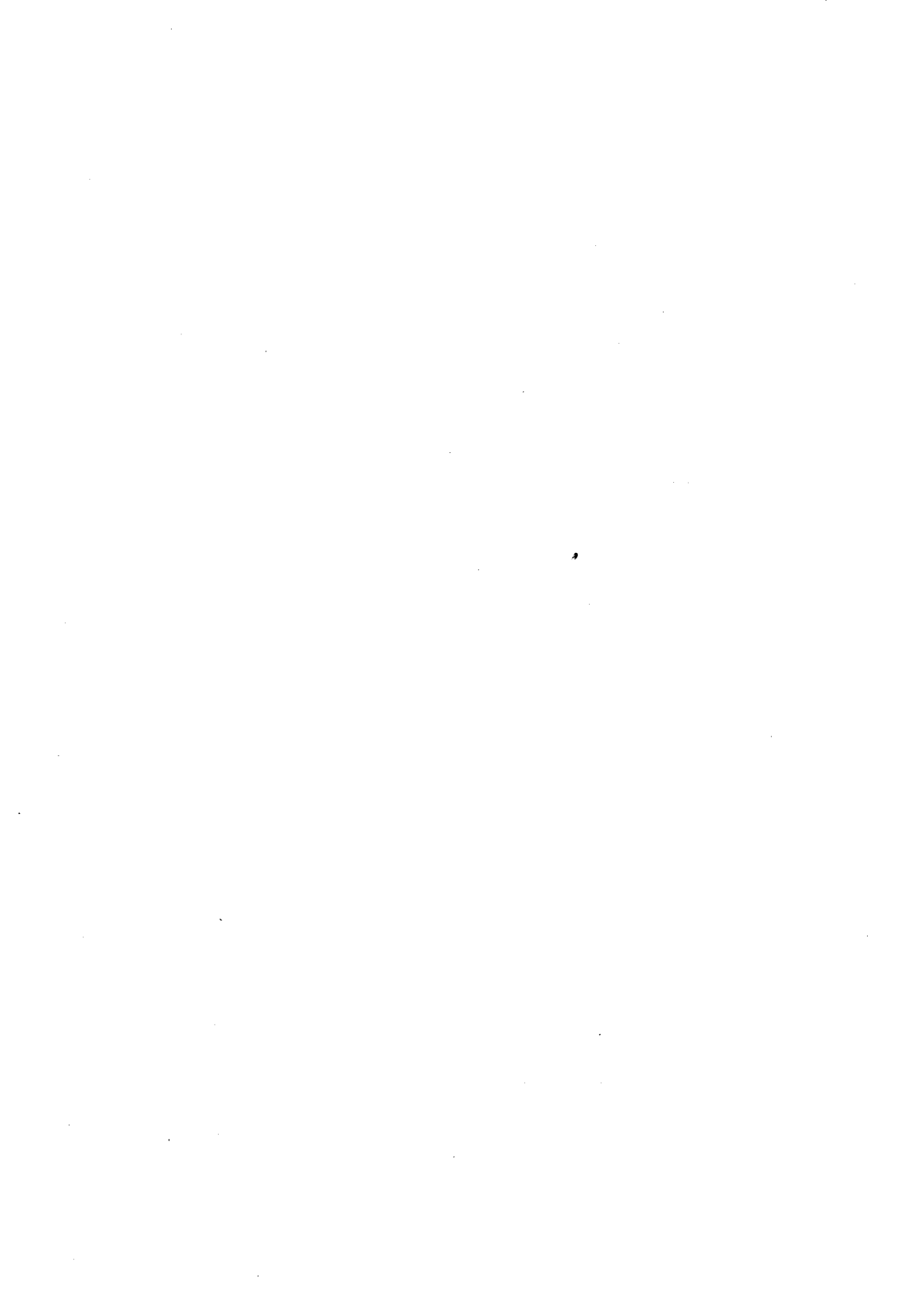
- (254) *Succisa pratensis*: A [1(1)1].

Campanulaceae.

- (255)** *Campanula rotundifolia*: iA [111]; (256) *C. persicifolia*: iA [111].

Compositae.

- (257) *Solidago virga aurea*: A [i(1)(1)]; (258) *Inula salicina*: A [1(1)1]; **(259)** *Bidens cernuus*: A [1(1)(1)]; (260) *Anthemis tinctoria*: A [1(1)1]; (261) *Achillea millefolium*: A [(1)(1)1]; (262) *Artemisia maritima*: A [(1)(1)(1)]; (263) *Tussilago farfura*: A [1(1)(1)]; (264) *Arctium tomentosum*; (265) *Lactuca muralis*; **(266)** *Scorzonera humilis*: A [1(1)(1)].



Pteridophyta.

Ophioglossaceae.

1. *Ophioglossum vulgatum* L.

Der sterile Blattabschnitt ist rein grün gefärbt; er enthält sowohl in den Epidermiszellen wie im Mesophyll ausschliesslich Chloroplasten. Anthocyanine und Hämatokarotinoide¹⁾ fehlen. Es sei bemerkt, dass der fertile Blattabschnitt schon verhältnismässig gross ist, die Sporen jedoch noch unreif. (17. 5. 1925, Voldi, Estland.) Anfang August beginnt die Pflanze zu vergilben. Die blassgelben fast weissen Blätter verdanken ihre Färbung Xanthoplasten¹⁾, die nur sehr geringen Farbstoffgehalt aufweisen. Rote Pigmente fehlen. (4. 8. 1925, Insel Annikats zwischen Hiiumaa u. Muhu.)

Beob. P.-Komb.: [000]

2. *Botrychium lunaria* (L.) S w.

Junge Exemplare, die zum Teil erst im Begriff sind die Erde zu durchbrechen, besitzen eine gelbliche bis grünlichgelbe Färbung, die davon herrührt, dass die Zellen Xanthoplasten und mehr oder weniger grün gefärbte Chloroplasten führen. So gefärbt finde ich sowohl den sterilen als auch den fertilen Blattabschnitt. (11. 6. 1924, Kougatoma, Saaremaa.) Unweit Vägeva (18. 6. 1925) gesammelte Exemplare wiesen dieselben Verhältnisse auf. Auch hier enthalten die Blattgewebe vorwiegend Chloroplasten (in der oberen und unteren Epidermis und in den Mesophyllzellen), wobei jedoch in den Randpartieen des Blattes häufig gelbgrüne oder fast gelbe Übergangsplastiden (zu Xanthoplasten) auftreten. Auf einer aus Kalksteingeröll bestehenden

1) Lippmaa, Th., Das Rhodoxanthin, Schriften d. Naturf.-Ges. bei d. Univ. Tartu, 1925, XXIV.

Halbinsel der Insel Kassaar (Hiiumaa) hatten die Pflanzen schon am 21. 7. (1925) reife Sporen gebildet und „Herbstfärbung“ angenommen. Die beiden Blattabschnitte, ebenso die Blattscheide, sind verhältnismässig intensiv gelb gefärbt. Ein Querschnitt durch die Blattspreite zeigt zum Teil blassgrüne Chloroplasten, grösstenteils haben sich jedoch die Chloroplasten in gelbe Xanthoplasten verwandelt. Teils sind auch noch weitere Veränderungen eingetreten, und es haben sich gelbe Xanthokarotinoide enthaltende Öltröpfchen gebildet. Anthocyanine und Hämatokarotinoide fehlen.
Beob. P.-Komb.: [000]

Polypodiaceae.

3. *Onoclea struthiopteris* (L.) Hoffm.

Bei diesem Farn überwintern die jungen Trophophylle in eingerolltem Zustande. Im Mai sind die noch reichlich braune Spreuschuppen tragenden jungen Blätter grün gefärbt — am stärksten ist diese Färbung im Blattstiel und in der Rhachis, während die in Entwicklung begriffene Spreite eine gelblichgrüne Farbe aufweist. Alle Teile der Pflanze sind gänzlich frei von den roten Pigmenten. (7. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) Anfang Juni untersuchte ich die vollkommen entwickelten Trophophylle. Die Spreite, Rhachis und die oberen Teile des Blattstieles sind grün, wobei die Farbe durch Chloroplasten bedingt ist. Anthocyanine und Hämatokarotinoide fehlen. Der Blattstiel ist in seiner basalen Hälfte dunkel schwärzlichbraun bis schwarz gefärbt. Die Färbung rührt her von gefärbten Zellwandungen der Epidermiszellen und der Zellen des peripheren subepidermalen Gewebes, diese erscheinen nämlich dunkelbraun. Die alleruntersten Teile des Blattstieles sind kohlschwarz; diese Färbung ist durch tingierte Zellwände der Epidermiszellen sowie der Elemente der Sklerenchymscheide bedingt. (8. 6. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Ende September waren die Trophophylle zum grössten Teil gelb gefärbt und teils auch schon verdorrt. Die Färbung ist so auffällig weisslichgelb, dass es keinem Zweifel unterliegt, dass bei dieser Pflanze auch die Xanthokarotinoide leicht oxydiert und gleichzeitig mit dem Chlorophyll abgebaut werden. Die Gelbfärbung beginnt an den peripheren Teilen der Fiederabschnitte und schreitet in der Richtung zu den zentralen Teilen fort. Zuletzt verwandelt sich die gelbe Färbung in eine bräunliche postmortale

In den gelben Abschnitten befinden sich schwach gefärbte Xantho- und Chloroplasten (ca 1,5—2,5 μ). Anthocyane und Hämatokarotinoide fehlen. (26. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: [000]

4. *Nephrodium spinulosum* (S w.) Stempel.

Exemplare, die am 2. 9. 1925 unweit Tartu gesammelt wurden, besaßen noch zum Teil grüne Blätter, teils waren auch gelbe Herbstblätter entstanden, oder aber braune verdorrte Blätter. — Die schneckenförmig eingerollten jungen Blätter, die einige cm im Durchmesser betragen, sind verhältnismässig dicht mit braunen Spreuschuppen bedeckt, deren Färbung durch tingierte Zellwandungen bedingt ist. Die von ihnen geschützten Blatteile, besonders aber die Rhachis, sind intensiv smaragdgrün; dagegen ist der verdickte Teil des Blattstiels mehr olivgrün bis bräunlich. Grösse der Chloroplasten in der Rhachis ca 4 μ . Ein Querschnitt durch den bräunlichgrünen Blattstiel zeigt folgendes: Die Epidermis ist farblos, nur die tangentialen Aussenwände sind schwach gelb. Die ihr folgenden Sklerenchymzellen besitzen in ihren äusseren 2—3 Schichten gelblichbraune Zellwände, und zwar ist diese Färbung besonders intensiv in den Mittellamellen der Wandungen. Hierbei beobachtet man ausserdem, dass die innere Grenze der gefärbten Zone von den Zellgrenzen unabhängig verläuft, so dass bei den innersten gefärbten Zellen oft nur die äusseren tangentialen Zellwände pigmentiert sind.

Die erwachsenen Blätter sind grün und erweisen sich ebenso wie die jungen als vollkommen frei von Anthocyanin und Hämatokarotinoid. Der Blattstiel ist bräunlichschwarz gefärbt, besonders in seinem Basalteile, wo nur zwei schmale laterale scharf abgegrenzte Streifen grün sind. Querschnitte lehren, dass die Zone, die die gefärbten Zellwände besitzt, hier ebenso lokalisiert ist, wie in jungen Blättern, nur ist sie hier ca 5—10 Zellschichten stark. Die innere Grenze weist auch hier den schon beschriebenen eigentümlichen, von Zellumrissen unabhängigen Verlauf auf. Auch die Innenwände der Endodermen der Gefässbündelstränge sind schwärzlichbraun.

Die absterbenden Blätter sind zum Teil gelb, selten aber in ganzer Ausdehnung. Gewöhnlich sind die apikalen Teile der Fiederabschnitte bei solchen Blättern schon abgestorben und braun gefärbt. Die gelbe Farbe bleicht auch hier sehr leicht

aus, was auf einer leichten Oxydierbarkeit der Xanthokarotinoide oder einer erheblichen Steigerung der Oxydationsprozesse beruhen dürfte.

Beob. P.-Komb.: [000]

5. *Nephrodium thelypteris* (L.) Desv.

Ganz junge Blätter wurden am 10. 6. 1924 bei Keskranna (Saaremaa) gesammelt. Diese Blätter, die eine erst wenig entwickelte Spreite besaßen oder auch noch eingerollt waren, erwiesen sich als gelblichgrün bis zart grün gefärbt. In den Zellen befanden sich zum Teil Xanthoplasten, zum Teil Übergangsbildungen zu Chloroplasten und auch letztere. — Diese Pflanze habe ich nachher an mehreren Stellen in Estland beobachtet — sie erwies sich stets als vollkommen frei von den roten Pigmenten.

Beob. P.-Komb.: [000]

6. *Asplenium ruta muraria* L.

Von dieser Pflanze liegen Beobachtungen vor, die im Juni 1924 an Exemplaren von der Insel Saaremaa ausgeführt wurden. Es waren fast alle Entwicklungsstadien der Trophosporophylle vorhanden. Die Pflanzen befanden sich in Spalten von isolierten Kalksteinblöcken, und zwar auch an der Südseite derselben. Diese Pflanzen litten augenscheinlich an Wassermangel und starker Insolation, denn die jungen zum Teil noch eingerollten Blätter waren gelblich bis gelblichgrün gefärbt. Die entwickelten grünen Blätter, die überwintert hatten, enthielten gut ausgebildete Chloroplasten, während bei den jungen Blättern teils ebenfalls Chloroplasten, teils aber Übergangsgebilde zu den Xanthoplasten vorlagen. Obwohl hier alle nötigen Bedingungen zu reichlicher Pigmentbildung vorlagen (dafür sprachen die äusserst anthocyaninreichen Exemplare von *Saxifraga tridactylites* und *Hutchinsia petraea*, die sich auf denselben Kalksteinen befanden), waren die roten Pigmente dennoch nicht vorhanden. (10. 6. 1924, Vilsandi.)

Beob. P.-Komb.: [000]

7. *Athyrium filix femina* (L.) Rth.

Die Blätter sind noch zum Teil eingerollt und die Blattspindel, ebenso der Blattstiel, dicht mit bräunlichen Spreuschuppen bedeckt. Die mikroskopische Untersuchung dieser jungen Blätter zeigte, dass sie vollkommen anthocyanin- und hämatokarotinoid-

frei sind und bloss mehr oder weniger intensiv gefärbte Chloroplasten führen. (7. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Anfang Juni haben die Sporotrophophylle eine Länge von ca 50—60 cm erreicht. Sie sind vollkommen grün. Sowohl die Fiederblättchen der erwachsenen Blätter als ihre Nervatur erwiesen sich ganz frei von roten Pigmenten. Die basalen Teile des Blattstieles besitzen eine schwärzliche Färbung, die auch hier durch gefärbte Zellwände verursacht ist. (6. 6. 1925, unweit Tartu.) — Im September fand ich die Sporotrophophylle zum Teil schon vergilbt, grösstenteils waren sie jedoch noch grün. Die Vergilbung beginnt am Blattapex und schreitet von hier weiter basipetal. Die vergilbten Blätter enthalten sowohl in der Epidermis als auch im Mesophyll kleine, ca 2, 5 μ messende, gelbe Xanthoplasten; auch gelbe Öltropfen sind in den Zellen entstanden. Rote Pigmente fehlen. Der Blattstiel ist ebenso gefärbt, wie beim grünen Blatte, wobei die Endodermiswandungen der Gefässbündelstränge einen schwarzen Farbstoff führen, ebenso die Zellwände der peripheren subepidermalen Sklerenchymzellen. Auch hier ist die innere Abgrenzung dieselbe wie z. B. bei *Nephrodium spinulosum*. (8. 9. 1925, unweit Tartu.)

Beob. P.-Komb.: [000]

8. *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.

Bei jungen, ca 10 cm messenden, Exemplaren, sowie bei solchen, die sich erst einige cm über dem Boden erhoben, fand ich Blattstiel und Blattspreite grün gefärbt und frei von roten Pigmenten. Nur an ihrer verdickten Basis waren die Blattstiele schwärzlich bis bräunlichschwarz gefärbt. Diese Färbung ist dadurch bedingt, dass die Zellwände in der Umgebung der Leitstränge und in den peripheren Sklerenchymschichten gelb, bräunlich bis schwärzlichbraun sind. (10. 6. 1924, Tiirimets, Saaremaa.) Dieselben Verhältnisse beobachtete ich an *Pteridium aquilinum*-Exemplaren, die unweit Tartu gesammelt wurden. (10. 6. 1925.) Im Sommer 1925 habe ich diese Pflanze wiederholt untersucht. Auch Exemplare von sonnigen trockenen Standorten erwiesen sich stets als anthocyanin- und hämatokarotinoïdfrei und enthielten nur Chloroplasten, deren Grösse ca 3—4 μ betrug. — Anfang September beobachtete ich ausgesprochene Herbstfärbung, obwohl viele Exemplare noch grün waren. Die Blätter hatten gelbe Färbung angenommen, die stellenweise in eine

braune postmortale übergegangen war. Es vergilben zuerst die peripheren Teile der Blattlamina, von hier aus verbreitet sich dann die Färbung auf andere Teile der Blattspreite. Die Epidermis ist farblos, nur die Schliesszellen enthalten Chloroplasten. Im Palissadengewebe und dem Schwammparenchym sind winzige, ca 2μ messende, verhältnismässig intensiv gelb gefärbte Xanthoplasten entstanden. Hämatokarotinoide und Anthocyanine fehlen. (13. 9. 1925, unweit Tartu.)

Beob. P.-Komb.: [000]

9. *Polypodium vulgare* L.

Bei den Ende Juni untersuchten Exemplaren waren sowohl die dunkelgrünen überwinterten Blätter als auch die hellgrünen diesjährigen und auch ganz junge Blätter vollkommen frei von roten Pigmenten. (23. 6. 1924, Harrilaid, Saaremaa.) — Herbstblätter nicht untersucht.

Beob. P.-Komb.: [000]

10. *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br. *rufidula* Aschers.
11. *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh.
12. *Nephrodium cristatum* (L.) Mchx.
13. *Nephrodium dryopteris* (L.) Mchx.
14. *Nephrodium filix mas* (L.) Rich.
15. *Nephrodium phegopteris* (L.) Prantl.
16. *Asplenium trichomanes* L.

Für diese Farne besitze ich zur Zeit keine genauen Angaben, kann aber mit Bestimmtheit sagen, dass sie in Estland freiwachsend (ausgen. *Woodsia*, die ich im Altai beobachtete) stets frei von roten Pigmenten sind. Auch die Untersuchung von Herbarmaterial ergab dasselbe Resultat.

Beob. P.-Komb.: [000]

Equisetaceae.

Nach den Beobachtungen, die über Schachtelhalme vorliegen, steht es fest, dass bei diesen Pflanzen Hämatokarotinoide (Rhodoxanthin) sehr verbreitet sind. Es sind Chromoplasten in den vegetativen Organen folgender Arten beobachtet worden: *Equisetum arvense* L., *E. palustre* L., *E. heleocharis* Ehrh., *E. variegatum* Schleich.

17. *Equisetum heleocharis* Ehrh.

Die jungen Halme sind bräunlich gefärbt. Diese Färbung rührt von Chromoplasten und Intermediärplastiden her, die sich in den peripheren Zellschichten des Assimilationsgewebes befinden. Die Epidermis ist farblos. (10. 5. 1925, unweit Tartu.) — Bei Exemplaren, die ich Anfang Juni untersuchte, waren die Halme samt ihren Verzweigungen in den oberen Teilen fast rein grün gefärbt. Die unteren Internodien des Stengels, die sich im Wasser befanden, besaßen aber eine verhältnismässig intensive Rot- (Rosa-) Färbung. Diese Färbung ist durch Chromoplasten bedingt, die sich an den inneren Tangentialwandungen der Zellen angesammelt haben. Das Stroma dieser Chromoplasten erscheint bräunlich; die grossen und deutlichen Grana sind intensiv rot gefärbt. (3. 6. 1924, Tiirimets, Saaremaa.) Im Herbst 1924 untersuchte ich diese Pflanze auf einem Niedermoor unweit Tartu. Hier konnte ich Ende Oktober bei den Pflanzen eine verhältnismässig intensive Braunfärbung beobachten, die dadurch bedingt war, dass in den Stengeln und Ästen Chloroplasten in Intermediärplastiden umgewandelt waren.

Beob. P.-Komb.: C [1(1)1]

18. *Equisetum variegatum* Schleich.

Bei dieser überwinternden Art sind die Halme im Sommer grün und enthalten Chloroplasten. Im Herbst beginnen sie sich zu bräunen und erlangen auf der belichteten Seite eine mehr oder weniger intensiv braun- oder olivgrüne Farbe. Diese Färbung rührt nicht von roten Zellsaftpigmenten her, die dieser Art sowie überhaupt allen anderen einheimischen von mir untersuchten *Equisetum*-Arten abgeht, sondern ist durch Chromoplasten bedingt. Diese befinden sich im peripheren Assimilationsgewebe, dessen tiefere Schichten gelblichgrüne bis grüne Chloroplasten enthalten.

Lycopodiaceae.

19. *Lycopodium annotinum* L.
20. *Lycopodium clavatum* L.
21. *Lycopodium complanatum* L. *anceps* Wallr.
22. *Lycopodium complanatum* L. *chamaecyparissus* A. Br.
23. *Lycopodium inundatum* L.
24. *Lycopodium selago* L.

Alle diese in Estland einheimischen *Lycopodium*-Arten fand ich stets vollkommen anthocyanin- sowie hämatokarotinoidfrei. Obwohl eingehende Beobachtungen fehlen, ist wohl kaum zu bezweifeln, dass alle diese Pflanzen bei uns als [000] auftreten.

Selaginellaceae.

Soviel aus den Literaturangaben zu ersehen ist, bilden sehr viele *Selaginella*-Arten vegetative Chromoplasten¹⁾, wobei von Molisch, Geitler, Gertz und Rothert Chromoplastenbildung in jungen Blättern dieser Pflanzen und ebenso in den absterbenden beobachtet worden ist²⁾. Auch konstant pigmentierte und konstant pigmentfreie Formen sind bei den Selaginellen von Rothert erwähnt, und in gewissen Stadien der Chromoplastenbildung auch untersucht worden. Beobachtungen über Veränderungen im Pigmentgehalt während der Entwicklung liegen aber nicht vor. Jedenfalls kann man mit grosser Bestimmtheit folgende Pigmentkombinationen vermuten: C [1(1)1]; iC [111]; + C [111]; \bar{C} [000], und es erscheint wahrscheinlich, dass hier auch noch andere Pigmentkombinationen auftreten.

Gymnospermae.

Ginkgoaceae.

25. *Ginkgo biloba* L.

Die jungen, erst ca 0,5 bis 2 cm messenden Blätter sind gelbgrün bis grünlichgelb gefärbt. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass die Epidermis farblos ist und dass die grünlichgelbe Färbung durch blassgefärbte Chloroplasten des Mesophylls, das in peripheren Teilen auch gelbe Xanthoplasten führt, hervorgerufen wird. Die roten Zellsaftpigmente und Hämatokarotinoide fehlen hier vollkommen. (4. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Blätter haben ihre definitive Grösse erreicht; sowohl die Blattspreite wie der Blattstiel sind rein grün gefärbt. Chloroplasten befinden sich in der Spreite im Mesophyll, im Blattstiele aber in den peripheren Parenchymzellen. Grösse der Chloropla-

1) Gertz, „Studier“, p. XXIX.

2) Lippman, Th., Das Rhodoxanthin, seine Eigenschaften, Bildungsbedingungen und seine Funktion in der Pflanze, Schriften d. Naturf. Ges. bei der Universität Tartu, 1925, Bd. XXIV.

sten ca. 5—8 μ . Die Epidermis ist überall farblos. (16. 6. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Herbstblätter traten bei den im Freien sich befindenden eingetopften Kalthauspflanzen zuerst bei jüngeren (ca. 1 m hohen) Exemplaren auf. Bei den gelben Blättern hat sich eine Abtrennungsschicht gebildet, beim Berühren fallen sie ab. Ihre Färbung ist rein gelb, der Blattstiel ist ebenso gefärbt, und auch sein basaler Teil verriet nicht etwa einen rötlichen Ton, der auf Anwesenheit von Anthocyanin oder Hämatokarotinoid hätte hindeuten können. Eine mikroskopische Untersuchung zeigte, dass hier nur Xanthoplasten vorhanden sind, die ca 3—4 μ messen, zum Teil aber auch noch kleiner sind. Auch sind die Xanthoplasten stellenweise zerstört, es haben sich gelbe Öltropfen gebildet; oft sind die Xanthoplasten zu einem gelben Ballen in den Zellen vereinigt. Im Blattstiel haben sich die Xanthoplasten besser erhalten; sie bilden hier oft „Ketten“. Man erkennt in ihrem Stroma dunkler gefärbte Grana — jedoch ist hier keine Spur von den roten Plastidenpigmenten zu bemerken. — Die jungen Zweige sind mit bräunlichem Periderm bedeckt. Diese Braunfärbung rührt von tingierten Zellwandungen der Korkschicht her. Auch hier fehlen die roten Zellsaft- und Plastidenpigmente. (7. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: [000]

Taxaceae.

26. *Podocarpus latifolia* Wall.

Diese Kalthauskonifere besass im Mai rein grüne Blätter, deren Spreiten frei von Anthocyaninen waren. Ins Freie gebracht, entstand in den belichteten Teilen der bisher grünen Blätter eine intensive rotbraune Färbung. Ausserdem hatten sich auch „Herbstblätter“ gebildet, die schön karminrot gefärbt waren und bei Berührung abfielen. Bei den bräunlichroten Blättern ist die engzellige mehrschichtige Epidermis sowohl auf der Blattoberseite wie auf der unteren Seite farblos. Die peripheren Mesophyllschichten enthalten reichlich intensiv rot gefärbtes Anthocyanin, gelöst im Zellsaft; tiefere Schichten erscheinen farblos oder rosa. Die Zellen enthalten reichlich Chloroplasten, die zusammen mit dem roten Zellsaft die bräunliche Farbe hervorrufen. Bei den „Herbstblättern“ fand ich genau dieselbe Lokalisation des roten Zellsaftes. (23. 6. 1923, Hort. Bot. Tartu.)

— Da die Blätter mehrjährig sind, so dürfte diese Pflanze sich oft wie A [1(1)1..1] verhalten.

27. *Taxus baccata* L.

Diese Pflanze kann in ihren Blättern Rhodoxanthin enthaltende Chromoplasten bilden¹⁾, jedoch ist es mir unbekannt, welche Pigmentkombinationen hier auftreten.

Pinaceae.

28. *Larix dahurica* Turcz.

Im Mai erwiesen sich die jungen Kurztriebe der untersuchten Bäume mit gelblichgrünen bis saftgrünen jungen Blättern bedeckt, die ausschließlich Chloroplasten führten. Anthocyane und Hämatokarotinoide waren nicht vorhanden. (15. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Als die Herbstfärbung sich einigermaßen schon geltend gemacht hatte, aber noch viele Zweige grüne Blätter trugen, wurden die gelben Nadeln untersucht. Die Epidermis erwies sich als farblos; das Assimilationsparenchym zwischen dieser und der Endodermis enthielt reichlich gelbe Xanthoplasten. Diese bilden oft gelbe Ballen, nicht selten sind sie auch schon destruiert und es haben sich gelbe Öltropfen gebildet. Zum Teil haben die Blätter eine rötlichgelbe Farbe angenommen, die durch postmortale Veränderungen in den Zellen hervorgerufen wird. Anthocyane und Hämatokarotinoide fehlen im allgemeinen; in einzelnen Fällen beobachtete ich in dem schmaleren basalen Teile der Blätter einige Zellen, die roten Zellsaft enthielten. (27. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.) Ende Oktober hatten alle Blätter die Herbstfärbung angenommen. — Die Schuppenblätter, die die jungen Kurztriebe schützen, bestehen hauptsächlich aus abgestorbenen Zellen, die mit bräunlichem Inhalt gefüllt sind. Die basalen Zellen können auch hier zuweilen Anthocyanin führen. Junge Blätter der Kurztriebe sind grün; rote Pigmente sind in ihnen nicht vorhanden. (25. 10. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Es erscheint sehr wahrscheinlich, dass die jungen Pflanzen, bei denen Kurztriebe noch nicht entstanden sind, in den Blättern Anthocyanin führen und wir es bei *Larix sibirica* mit

1) Lippmaa, Th., Das Rhodoxanthin, p. 19.

einer Pigmentkombination zu tun haben, die uns bei *Pinus silvestris* begegnen wird und bei der die Pflanze in verschiedenen Altersstadien zu diversen Pigmenttypen gehört. Bei dieser Vermutung stütze ich mich auf Beobachtungen an *Larix*-Sämlingen, die als „*Larix kurilensis*“ bezeichnet waren (die Samen stammten aus Japan). Bei zweijährigen Pflanzen waren die Nadeln bei vielen Exemplaren intensiv rot gefärbt. Diese Nadeln zeigten in den Querschnitten folgendes: die Epidermis, das Epithel der Harzgänge, die Endodermis und die von ihr nach innen zu gelegenen Teile des Blattes waren frei von roten Pigmenten; das Assimilationsgewebe führte in den Zellen roten bis violettroten Zellsaft. Bei diesen Sämlingen hatten sich auch „Herbstblätter“ gebildet. Sie enthielten Anthocyanin, falls sie aus anthocyaninführenden Sommerblättern hervorgegangen waren, sonst waren sie aber rein gelb und enthielten nur Xanthoplasten. (5. 10. 1925, Hort. Bot. Tartu.) Wie sich die Nadeln bei den Kurztrieben von jungen Pflanzen und erwachsenen Bäumen von *L. kurilensis* verhalten, ist mir unbekannt. Ich vermute, dass es sich bei *Larix dahurica* um die Pigmentkombination: $A [1(1)(1)] + A [000]$ handelt.

29. *Pinus silvestris* L.

Die f. *turfosa* Woerlein verhält sich, was die Pigmente betrifft, übereinstimmend mit der typischen Waldform. Sie gehören beide einem eigenartigen Typus an, dem ich bisher nur bei dieser Pflanze begegnet bin.

Dass die Staubbeutel rot gefärbt sind, ist schon lange bekannt. Diese Farbe rührt von rotem Zellsaft her, der sich in der Faserschicht ausbildet. Besonders schön ausgeprägt fand ich diese Färbung bei Exemplaren, die bei Kaagvere (Estland) auf einem Hochmoor beobachtet wurden. (17. 6. 1923.) — Dagegen hatten mich mehrjährige Beobachtungen gelehrt, dass die Nadeln stets, sowohl im Winter wie im Sommer, frei von Anthocyaninen und Hämatokarotinoiden sind. Da bei den Hochmoorpflanzen Anthocyaninbildung oft besonders reichlich ist, so war zu vermuten, dass falls bei dieser Art Anthocyaninbildung überhaupt eintritt, man dies bei der f. *turfosa* am ehesten finden sollte. Von Exemplaren dieser Pflanze, die von einem Hochmoor unweit Tooma (Vägeva) herstammten, untersuchte ich die Nadeln Anfang Mai. Diese waren olivgrün, an den Spitzen fast gelb. Die Epidermis und das Hypoderm erwiesen sich als farblos. In

den Zellen des Assimilationsparenchyms fand ich Chloroplasten, die allerdings zum Teil gelblichgrün gefärbt waren. Der Zellsaft war in allen Zellen ganz farblos. Im Sommer untersuchte Nadeln wiesen dieselben Verhältnisse auf, nur waren die Chloroplasten vollkommen grün geworden. Ihre Grösse betrug ca 7—10 μ . Ende August fand ich bei Exemplaren desselben Hochmoors die Nadeln der ältesten Kurztriebe bei fast allen Zweigen rein gelb gefärbt. Bei Berührung dieser gelben Nadeln fällt der ganze Kurztrieb ab. Querschnitte durch diese Nadeln zeigten, dass die gelbe Färbung durch grösstenteils schon zerstörte Xanthoplasten und gelbgefärbte Öltropfen bedingt ist. Die roten Pigmente fehlen. Als ich dasselbe Hochmoor bei erstem Schnee (12. 10. 1925) besuchte, fand ich die Nadeln grün, nur die apikalen Teile hatten eine bräunliche bis gelbe Färbung angenommen. Die Chloroplasten hatten hier, wie es die Querschnitte lehrten, grösstenteils ihren Chlorophyllgehalt eingebüsst. Die Abgrenzung der Plastiden gegen das Plasma war kaum vorhanden, und das Plasma erschien in den Zellen gelblich bis bräunlich gefärbt. Anthocyanine waren nicht vorhanden.

Ich hatte übrigens Gelegenheit, in den Jahren 1919—1921 *Pinus silvestris* auf südlichen mit Steppenvegetation bedeckten Abhängen im Altai (Tschemál) zu beobachten. Im Sommer ist hier die Kiefer ebenso grün gefärbt, wie in Estland. Im Spätherbst erlangt sie aber eine so eigenartige gelblichbraune Färbung, dass man fast zweifeln könnte, dass es sich um eine Kiefer handelt. Besonders ausgesprochen findet man diese Braunfärbung bei einzelnstehenden, gut belichteten und dem Winde zugänglichen Exemplaren. Das Auftreten dieser Braunfärbung ist ohne Zweifel mit Einwirkung von niedriger Temperatur verknüpft, jedoch tritt sie nur an gut belichteten Stellen auf. Der Kontrast zwischen der Färbung der unteren und der oberen Seite eines Zweiges ist sehr beträchtlich, da die beschatteten Zweige und Kurztriebe die grüne Sommerfärbung unverändert beibehalten. Bei der Untersuchung der gebräunten Nadeln fand ich folgendes: die Chloroplasten haben ihre deutlichen Umgrenzungen eingebüsst, der plasmatische Inhalt der Zellen hat eine eigenartige bräunliche Färbung angenommen; rote Zellsaftfarbstoffe fehlen durchaus. (3. 11. 1921, Tschemál, Altai.) Also verhält sich *Pinus silvestris* im Altai, was den Mangel an Anthocyaninen in den Kurztrieben betrifft, ebenso wie in

Europa¹⁾. Die Nadeln von *Pinus silvestris* verhalten sich im Alter, wo der Baum schon Zapfen bildet, ganz unzweifelhaft wie A [000..0].

Es war deshalb sehr überraschend, als ich im Sommer und Herbst 1925 *Pinus*-Jungpflanzen fand, bei denen die Kurztriebe äusserst intensiv braunrot, ja fast violettrot gefärbt waren und die reichlich Anthocyanine führten. Im Oktober (12. 10. 1925) fand ich auf demselben Hochmoor, wo ich meine Beobachtungen an *Pinus silvestris* f. *turfosa* ausführte, unter den Bäumchen auf *Sphagnum*-Polster ziemlich zahlreiche *Pinus*-Sämlinge, die Kotyledonen und gesägte Primärblätter trugen. Sowohl die Kotyledonen als die Primärblätter, ebenso das Hypokotyl, waren bei diesen Exemplaren, deren oberirdischer Teil ca 5 cm, jede einzelne Nadel aber ca 3 cm betrug, intensiv braunrot bis fast violettrot gefärbt. An Querschnitten durch die Nadeln sieht man, dass die Epidermis und das Hypoderm farblos sind. Das tieferliegende Assimilationsparenchym enthält in fast allen Zellen intensiv violettrot bis rot gefärbten Zellsaft, die Endodermiszellen, ebenso das von der Endodermis umgebene Gewebe, sind anthocyaninfrei. Die Chloroplasten des Assimilationsgewebes erwiesen sich grösstenteils als schwach grünlich gefärbt. Der rote Zellsaft reagiert mit Lauge (KOH), wobei zuerst eine intensiv blaue Färbung auftritt, nachher entsteht der bekannte grünliche Farbenton.

Um dieselbe Zeit fand ich auch junge *Pinus silvestris*-Pflanzen in der Umgebung von Tapa (Estland) in trockenem Pinus-Walde auf kalkreichem Boden. Es stellte sich heraus, dass auch hier die jungen Pflanzen, die bereits Kurztriebe besaßen, sehr intensiv braunrot gefärbt waren. Die grössten Exemplare, bei denen ich Anthocyanin enthaltende Kurztriebe beobachtete, waren 10—15 cm hoch und, wie die Stammquerschnitte zeigten, 3—4 Jahre alt. Die Anthocyaninlokalisation in den Kurztrieben war dieselbe, wie bei den bereits beschriebenen Hochmoorexemplaren. So stark pigmentierte Exemplare findet man aber nur auf besonders trockenen Stellen und im Hochmoor, sonst können junge Exemplare auch grün gefärbt sein²⁾.

1) Haberlandt, G., Untersuch. über die Winterf. ausdauernder Blätter, Sonderabdruck aus den Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, 1876, Bd. LXXII, p. 11.

2) Kirchner, Loew u. Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpfl. Mitteleur., Bd. 1, Abt. 1, p. 179.

Da bei den jungen Pflanzen auch Nadeln vorhanden waren, die eine „Herbstfärbung“ aufwiesen und intensiv rot gefärbt waren, so handelt es sich hier um permanentrote Nadeln, wobei jedoch diese konstante Rotfärbung durch Aussenbedingungen hervorgerufen ist. Also verhalten sich die *Pinus*-Nadeln in den ersten Lebensjahren der Pflanze wie $iA [111..1]$ oder auch $A [(1)(1)(1)..(1)]$. Da die erwachsenen Pflanzen auch unter ganz ungünstigen Aussenbedingungen auf dem Hochmoor und in den lichtreichen Gebieten Zentralasiens (Altai) Anthocyanine nie enthalten, so folgt hieraus, dass in gewissem Alter das Vermögen Anthocyanine in den vegetativen Organen zu bilden verloren geht und nicht wieder auftritt. Allerdings ist es mir nicht genau bekannt, in welchem Alter dieser Umschlag sich vollzieht.

Beob. P.-Komb.: $iA [111..1] + A [000..0]$ und $A [(1)(1)(1)..(1)] + A [000..0]$

30. *Pinus montana* Mill.

Bei den Sämlingen von *Pinus mughus* Scop. (2. 11. 1925, Hort. Bot. Tartu) beobachtete ich an mehreren Exemplaren eine mehr oder minder ausgeprägte braun- bis violettrote Färbung der Nadeln der Kurztriebe. Eine mikroskopische Untersuchung zeigte, dass hier Anthocyanin vorlag, denn der Zellsaft wurde bei Hinzufügung von Lauge (KOH) vorübergehend blau gefärbt. Der rote Zellsaft befand sich im gesamten Assimilationsparenchym, oder aber in dessen peripheren Schichten. Die Zellen enthielten ausserdem reichlich grüne bis etwas gelblichgrüne Chloroplasten, deren Grösse ca 3—4 μ betrug. Diese Beobachtung zeigt, dass die Nadeln der Kurztriebe von *P. mughus* bei jungen (2 Jahre) Pflanzen das Vermögen besitzen, Anthocyanine zu bilden. Da die Sämlinge jedoch grösstenteils grün sind und nur wenig oder überhaupt nicht Anthocyanine führen, so treten die Pflanzen oft als $A [(1)(1)(1)..(1)]$ auf. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Sämlinge analog denjenigen von *P. silvestris* auch als $iA [111..1]$ auftreten können.

Ausgewachsene Exemplare von *Pinus mughus* untersuchte Gertz¹⁾. Sein Objekt stammte vom Wiener Schneeberg (Niederösterreich) und enthielt reichlich Anthocyanin in Antheren

1) Gertz, O., Om anthocyan hos alpina växter, Botaniska Notiser, Lund, 1911, p. 121.

und Fruchtschuppen. Über Auftreten von Anthocyanin in den Nadeln fand ich aber keine Angaben. Es erscheint deshalb sehr wahrscheinlich, dass auch *Pinus mughus*, was seine Pigmentkombination betrifft, sich so wie *Pinus silvestris* verhält.

31. *Pinus pyrenaica* Lapeyr.

32. *Pinus pinaster* Solander.

33. *Pinus halepensis* Bieb.

Bei diesen *Pinus*-Arten¹⁾ standen mir nur Sämlinge zur Verfügung, so dass es mir nicht möglich war festzustellen, zu welchem Pigmenttypus diese südeuropäischen *Pinus*-Arten gehören. Jedoch ist es wahrscheinlich, dass auch bei ihnen dieselbe Pigmentkombination auftritt, wie bei *Pinus silvestris*. Die jungen Exemplare von *P. pyrenaica* (ca 7 cm lang) trugen Kotyledonen und Primärnadeln, die Kurztriebe waren noch nicht entstanden. Die Kotyledonen erwiesen sich in ihrer gesamten Länge als bräunlichrot, die Primärnadeln dagegen nur in ihren basalen Teilen. Auch war der Stengel oberhalb der Kotyledonen violettrot. An Querschnitten durch die Kotyledonen war zu sehen, dass die Färbung von Anthocyanin herrührt, das gelöst in Zellsaft auftritt, und zwar nicht nur in den Zellen des Assimilationsparenchyms, sondern auch in den Epidermiszellen. Die Chloroplasten waren hierbei gelblichgrün gefärbt. — Die Primärnadeln enthielten ebenfalls Anthocyanin, gelöst im Zellsaft, jedoch fand ich hier die Epidermiszellen stets farblos, und nur das Assimilationsgewebe war pigmentführend. In dem Stengel befand sich roter Zellsaft sowohl in den Epidermiszellen als in den Zellen des Rindenparenchyms und auch in den Zellen des Markes. Bei *P. pinaster* enthielten die Primärnadeln roten Zellsaft nur im Assimilationsparenchym, die Epidermis fand ich farblos. Bei *Pinus halepensis* war Anthocyanin nur im Stengel zu finden, die Nadeln (Primärnadeln) erwiesen sich alle als rein grün. Im Stengel befand sich Anthocyanin sowohl in den peripheren Rindenparenchymzellen wie in den Epidermiszellen. (15. 10. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

34. *Callitris rhomboidea* R. Br.

1) Es war mir leider nicht möglich, die Richtigkeit der Bezeichnung der Sämlinge zu kontrollieren.

Pigment-Typ unbekannt. Junge Pflanzen¹⁾ führen in den Nadeln intensiv rot gefärbte ca 2, 5 μ messende Chromoplasten. Ihre Färbung ist oft etwas violettstichig-rot und erinnert an Rhodoxanthin. Derartige Chromoplasten befinden sich in den peripheren Zellschichten des Assimilationsgewebes, die Epidermis ist farblos. (15. 10. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

35. *Thuja orientalis* L.

Pigment-Typ unbekannt. Junge Keimpflanzen¹⁾, bei denen die Kotyledonen noch erhalten waren, erwiesen sich als hämatokarotinoidführend. An den Querschnitten durch die flachen Kotyledonen sieht man die Chromoplasten besonders reichlich in dem Palissadenparenchym, jedoch auch im Schwammparenchym. Epidermiszellen enthalten überhaupt keine Farbträger. Grösse der Chromoplasten ca 2, 5 μ ; sie sind sehr intensiv rot bis violettrot gefärbt (Rhodoxanthin!). Auch in den Primärnadeln befinden sich Chromoplasten in peripherem subepidermalem Assimilationsgewebe. (15. 10. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

36. *Juniperus communis* L.

Junge Keimpflanzen beobachtete ich auf der Insel Kassaar (Hiiumaa) auf dortigen Alvar-Triften (9. 7. 1925). Die Exemplare waren ca 2—3 cm lang, besaßen ca 10—20 Primärnadeln und zwei Kotyledonen. Diese letzteren waren ca 1 cm lang und 1,5 mm breit und zeigten an der Oberseite Spaltöffnungen. Die Epidermiszellen fand ich farblos; das ziemlich gleichmässig gestaltete Assimilationsgewebe enthielt besonders in den peripheren Zellschichten schön rot gefärbte Chromoplasten. Während die intensiv roten Grana scharf hervortraten, waren die Umrisse der Chromoplasten undeutlich wegen der grossen Stärkemengen, die sie produziert hatten. Das Karotinoid besitzt eine karminrote Farbe, wie es an günstigen Objekten zu sehen ist, und dürfte Rhodoxanthin sein. Die Primärnadeln sind ebenfalls intensiv gefärbt, besonders an der unteren (äusseren) Blattseite und an der Blattspitze. Chromoplasten treten hier im Assimilationsgewebe auf. Da junge Exemplare, die auf feuchterem Boden und an beschatteten Orten gefunden wurden, grün oder blaugrün

1) Es war mir leider nicht möglich, die Richtigkeit der Bezeichnung der Sämlinge zu kontrollieren.

waren, so handelt es sich hier bei den ersterwähnten jungen Alvar-Pflanzen um einen durch Aussenbedingungen hervorgerufenen permanentroten chromoplastenführenden Typus iC [111..1], der aber auch als C[(1)(1)(1)..(1)] auftritt.

Im Sommer sind die *Juniperus communis*-Alvar-Exemplare grün gefärbt und enthalten Chloroplasten, — im Herbst nehmen sie jedoch eine bräunliche Färbung an, wobei in den Folgenadeln Chromoplasten auftreten. Auch an anderen Standorten tritt bei frei gelegenen Exemplaren von *Juniperus communis* im Winter oft intensive Braunfärbung auf. Anfang Oktober (11. 10. 1925) war diese Färbung bei vielen Exemplaren in der Umgebung von Tapa (Estland) gut zu sehen. Hierbei hatten die ältesten Nadeln eine braune bis rötlichgelbe Färbung angenommen, während die jüngeren Nadeln an der belichteten Seite ebenfalls braun gefärbt waren, die untere Blattfläche aber die grüne Sommerfärbung beibehalten hatte. Die ersterwähnten Nadeln waren unzweifelhaft dem Abfallen nahe; sie enthielten ca 2,5 μ messende braune Chromoplasten und auch gelbe Xanthoplasten. In den jungen überwinterten Nadeln traten dagegen entweder nur Chromoplasten, oder aber letztere und Chloroplasten (auch Übergangplastiden) auf. Da die Nadeln mehrjährig sind, dürften sie sich wie C [1(1)1..1] verhalten. Anthocyanin fehlt in den vegetativen Organen von *Juniperus communis* vollkommen.

Beob. P.-Komb.: iC [111..1] + C [1(1)1..1] und C [(1)(1)(1)..(1)]

Monocotyledoneae.

Potamogetonaceae.

37. *Potamogeton natans* L.

Die Schwimmblätter der auf der Insel Muhu Anfang Juni untersuchten jungen Exemplare dieser Art erwiesen sich durchgehend als rötlichbraun bis bräunlichgrün gefärbt. Die mikroskopische Untersuchung der Spreite zeigte, dass es sich hier um Chromoplasten handelt, die in den Epidermiszellen besonders schön ausgebildet waren und die sich hier an den inneren Tangentialwänden angesammelt hatten. In den peripheren Zellschichten des Mesophylls hatten sich ebenfalls Chromoplasten gebildet, während die innersten Mesophyllschichten ganz normal grüne

Chloroplasten führten. Auch die Epidermiszellen der Blattunterseite enthielten braunrote Chromoplasten. An der Oberseite der Blätter (vereinzelt jedoch auch an der unteren Seite) befinden sich Spaltöffnungen. Ihre Schliesszellen enthalten stets Chloroplasten. (5. 6. 1924). — Bei den Pflanzen, die ich im August (1925) im Emajõgi (Embach) unweit Tartu beobachtete, waren die Blätter grösstenteils frei von Hämatokarotinoiden und führten rein grün gefärbte Chloroplasten. — Im Herbst, bevor die Blätter absterben, treten oft nochmals Hämatokarotinoide (Rhodoxanthin) auf und die Blätter färben sich rötlich, wie dies auch von Gertz¹⁾ beobachtet wurde. Wie sich die untergetauchten Blätter verhalten, ist mir unbekannt.

Beob. P.-Komb.: C [1(1)1]

Auch andere *Potamogeton*-Arten führen ebenfalls Hämatokarotinoide und sind, soviel bekannt, stets anthocyaninfrei. Es dürften bei ihnen auch andere Pigmenttypen auftreten. *Potamogeton rutilus* Wolfgang dürfte sich ebenso verhalten, wie *Potamogeton natans*²⁾. Dagegen werden *Potamogeton alpinus* Balbis und *Potamogeton coloratus* Vahl an geeigneten Standorten wohl permanentrot C [111] auftreten. Die f. *virescens* von *Potamogeton alpinus* muss ein Albino sein und sich wie \bar{C} [000] verhalten. Auch die Pigmentkombination C [1(1)(1)] wird sich bei den *Potamogeton*-Arten finden.

Cyperaceae.

38. *Eriophorum polystachium* L.

Die Pflanze fand ich Anfang Juni fast rein grün gefärbt. Nur die jüngeren Blätter hatten eine etwas rötliche Spreite. Die Blattscheiden aber waren auch bei den grünen Blättern eigenartig violettrosa gefärbt. Diese Färbung war auch bei den inneren Scheiden sehr deutlich, so dass es nicht zu bezweifeln ist, dass die Anthocyaninbildung hier ganz unabhängig von der Lichtwirkung verläuft. An Querschnitten durch die Blattspreite sieht man die Zellen, die roten Zellsaft enthalten, als Idioblasten im Mesophyll zerstreut. Am häufigsten treten sie in der Nähe der Epidermiszellen, der subepidermalen Kollenchymstränge und

1) Gertz, O., „Studier“, p. 10—11.

2) In Ascherson-Graebner, Flora d. Nordostdeutsch. Flachl., Berlin 1898—99, p. 60 heisst es über *P. rutilus*: „zuletzt rotbräunlich überlaufen“.

der Leitbündel auf. Diese Anthocyaninidioblasten scheinen nur wenig oder überhaupt keine Chloroplasten zu enthalten. Die Epidermiszellen führen stets farblosen Zellsaft. Die Zellwände sind in der Spreite ungefärbt. In den Blattscheiden sind die anthocyaninführenden Zellen ganz unregelmässig in dem farblosen parenchymatischen Gewebe verteilt. Die Epidermiszellen und die Elemente der Leitstränge fand ich farblos. (11. 6. 1924, Tiirimets., Saaremaa.)

Im Sommer sind die erwachsenen Blätter grün gefärbt; ihre Spreite ist ganz regelmässig anthocyaninfrei. Im Herbst dagegen findet reichliche Anthocyaninbildung statt. Unweit Tartu ist diese Pflanze auf den Moorwiesen des Emajõgi-Tales sehr verbreitet und bildet hier stellenweise reine Bestände von einigen m² und mehr. Diese Bestände sind im Sommer nicht gerade augenfällig, von Mitte September an sind sie schon von weitem durch ihre intensive braunrote Färbung kenntlich, denn die übrige Pflanzendecke ist zu dieser Zeit noch lebhaft grün gefärbt. — Die Blattspreite ist am intensivsten gefärbt; die Scheiden sind ebenso wie im Frühling rosafarbig. In der Blattspreite fand ich ausschliesslich an Zellmembranen gebundenes Anthocyanin. Der Zellsaft, sowohl in den Mesophyllzellen als in den Epidermiszellen, ist farblos. Rote Zellmembranen besitzen die Epidermiszellen und die Sklerenchymzellen unter der Epidermis; auch die Zellen der Bastfasern haben rote Wandungen. Die Mesophyllzellen führen ausserdem reichlich Xanthoplasten. In den Blattscheiden dagegen führen auch jetzt zahlreiche Zellen roten Zellsaft. (20. 9. 1925, unweit Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A[1(1)1]

39. *Eriophorum vaginatum* L.

Bei blühenden Exemplaren, die ich Anfang April untersuchte, fand ich die Blattspreiten vollständig anthocyaninfrei; die Blätter waren grün gefärbt und führten reichlich Chlorophyll. Das obere scheidige Stengelblatt war in den unteren Teilen der Scheide braunrot gefärbt. Querschnitte zeigen, dass diese Färbung durch in den Zellwandungen aufgespeichertes Anthocyanin bedingt ist; sowohl die Epidermiszellen als die Elemente des subepidermalen mechanischen Ringes sind rosarot bis rosa gefärbt. (10. 4. 1925.)

Im Sommer sind die Blätter grün. Die Spreite ist stets anthocyaninfrei, nur die Blattscheiden enthalten Anthocyanin,

und zwar in den Wandungen der Epidermiszellen und des mechanischen Ringes. — Im Herbst nehmen die absterbenden Blätter eine gelbliche Färbung an, die durch Xanthoplasten bedingt ist. Diese sind ca 2—3 μ gross und verhältnismässig intensiv gelb gefärbt. Nie fand ich in der Blattspreite Anthocyanin. Die Blattscheiden sind rötlich; diese Färbung wird hier durch rote Zellwandungen bedingt. Die Lokalisation des roten Pigments ist genau so wie in den grünen Blättern. (10. 10. 1925, Tapa.)

Beob. P.-Komb.: A [000]

40. *Scirpus parvulus* R. u. Sch.

Diese Pflanze tritt massenhaft an der NO-Küste der Insel Kassaar (Hiiumaa) auf, wo sie auf zeitweise überschwemmtem, etwas lehmhaltigem Meeresstrande ausgedehnte Offenbestände bildet. Obwohl die Pflanze winzig ist und die oberirdischen Teile oft nur 1,5—3 cm messen, färbt sie stellenweise grosse Strecken eigenartig orangerot bis braunrot. Wo die Pflanze im Wasser wächst, ist sie rein grün gefärbt und enthält ausschliesslich Chloroplasten; dagegen tritt sie an trockenen gelegenen Stellen sehr oft als permanent chromoplastenführend auf. Anthocyanin habe ich in *Scirpus parvulus* nie beobachtet. An Querschnitten durch den Stengel sieht man, dass er 3—4 grosse Interzellulare enthält. Das periphere Gewebe besteht aus farblosen Epidermiszellen und grossen parenchymatischen Zellen, die gewöhnlich nur eine Schicht bilden, aber in der Nähe der Gefässbündel auch mehrschichtig auftreten. Die Parenchymzellen enthalten schöne, verhältnismässig grosse (ca 7 μ) Chromoplasten. Das Stroma dieser Chromoplasten ist grünlich bis bräunlich gefärbt und führt besonders in den zentralen Teilen zahlreiche karminrote Grana. (21. 7. 1925; 1. 8. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Beob. P.-Komb.: iC [111]; C [(1)(1)(1)]

41. *Heleocharis uniglumis* (Link) Schult.

Die violettroten Scheiden, die den noch sehr kurzen Blütschaft anfangs umgeben, verdanken ihre intensive Färbung einem Anthocyanin, das hier in den Zellwandungen auftritt. Auch bei ganz jungen Trieben fand ich in der Scheide immer nur so lokalisiertes Anthocyanin, nie trat es im Zellsaft gelöst auf. Bei Betrachtung der ausgebreiteten Scheide unter dem

Mikroskop sieht man schon bei schwacher Vergrößerung in dem violettrot gefärbten Gewebe 3—6 Längsreihen von spärlich auftretenden Spaltöffnungen, die, ebenso wie ihre Nebenzellen, durch ihre farblosen Membranen sehr auffallen. Die Gesamtzahl der Spaltöffnungen auf einer Scheide beträgt ca 20—30. An Querschnitten durch die Scheiden sieht man, dass nur das engzellige Gewebe der Aussenseite violettrote Zellwandungen besitzt, während das tieferliegende Gewebe farblos ist. Das unter den Spaltöffnungsreihen gelegene Gewebe enthält Chloroplasten, die sich auch zu Chromoplasten umwandeln können. (1. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.) Die Scheiden sind permanentrot, zuletzt vertrocknen sie und werden bräunlich. Sie verhalten sich also wie A [111]. — Als wichtigstes Assimilationsorgan funktioniert der Blütenschaft, der bei jungen Exemplaren oft besonders an der Spitze braunrot gefärbt ist. Junge, ca. 1 cm aus der violettroten (schwarzen) Scheide herausragende Blütensäfte fand ich intensiv rotbraun gefärbt. Querschnitte lehrten, dass diese stets anthocyaninfrei sind, dass aber die peripheren Zellschichten des Assimilationsgewebes gut ausgebildete Chromoplasten mit fast farblosem Stroma und intensiv roten Grana enthält. (21. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.) Die Pflanze kann auch nachher bräunliche Blütensäfte besitzen, die dann zuletzt die rötliche Herbstfärbung annehmen; in anderen Fällen können die Pflanzen im Sommer rein grün gefärbt sein und Chromoplasten überhaupt nicht enthalten.

Nachdem die Früchte sich gebildet haben, sterben die Blütensäfte ab. Hierbei können sie sich vorher sehr intensiv orangerot bis rot färben, oder sie nehmen eine gelbe Färbung an. Bei den orangeroten bis roten Blütensäften sieht man an den Querschnitten folgendes: Die Epidermiszellen sind farblos und enthalten weder Chromoplasten noch gefärbten Zellsaft; die zahlreichen Stomata führen in ihren Schliesszellen grüne Chloroplasten. In dem Assimilationsgewebe führen die äusseren Palissadenschichten schöne Chromoplasten, die ca 2—3 μ messen und in dem etwas bräunlichen Stroma dicht gelagerte karminrote Grana führen. Tiefer folgen in der Nähe der Leitstränge Übergangplastiden und Chloroplasten. Es sei noch bemerkt, dass die Bildung der Chromoplasten in den apikalen Teilen der Blütensäfte beginnt und von dort aus in basaler Richtung vorschreitet. (20. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.) Wo die Blüten-

schaft vor dem Absterben sich gelb färben, enthalten sie bloss Xanthoplasten.

Beob. P.-Komb.: iC [111]; C [1(1)1]; C [(1)(1)(1)]

42. *Rhynchospora alba* (L.) Vahl.

Die extravaginale Knospe, die im Herbst leicht zu beobachten sind, fand ich in allen Teilen vollständig anthocyaninfrei. Sie waren intensiv grün gefärbt und hatten diese Färbung auch an den freiliegenden Teilen nicht verändert. Übrigens werden sie von den sie umgebenden Pflanzenresten und Sphagnumpolster so verborgen, dass sie der Lichtwirkung in der Regel nicht ausgesetzt sind. Querschnitte zeigten, dass die Epidermiszellen weder Zellsaft noch Plastidenpigmente enthalten; in den Mesophyllzellen sind nur rein grüne Chloroplasten vorhanden.

Die Pflanze ist im Sommer grün, näher untersucht habe ich sie nicht. — Die Blätter und Stengel werden im Herbst stets gelb, wobei die Färbung durch ca 3 μ messende Xanthoplasten bedingt wird. (12. 10. 1925, Hochmoor bei Tooma). Es sei hervorgehoben, dass fast alle anderen Hochmoorpflanzen zu dieser Zeit reichlich Anthocyanin gebildet hatten.

Beob. P.-Komb.: [000]

Araceae.

43. *Calla palustris* L.

Die jungen Blätter von *C. palustris* sind gewöhnlich rein grün gefärbt, besitzen jedoch das Vermögen Anthocyanin zu bilden. — Bei Exemplaren von einem Niedermoor unweit Waschina Gora (Estland) waren die jungen Blattspreiten am stärksten in ihren apikalen Teilen pigmentiert, jedoch auch hier war die bräunliche Farbe nicht besonders intensiv. Etwas stärker gefärbt fand ich die Blattstiele. Die Epidermiszellen sind sowohl im Blattstiel wie in der Blattspreite farbstofffrei — der rote Zellsaft befindet sich in den peripheren Parenchymschichten, wobei die anthocyaninführenden Zellen reichlich Chloroplasten enthalten, deren Färbung kaum schwächer ist, als in den Zellen, die farblosen Zellsaft führen. (1. 8. 1925.) — Die Exemplare, die ich unweit Vägeva sammelte und deren Blattspreite ca 15 cm lang war, fand ich ganz anthocyaninfrei. Die mikroskopische Untersuchung lehrte, dass auch die Nervatur, der Blattrand etc.

pigmentfrei sind. Der Blattstiel erwies sich im oberen Teil ebenfalls anthocyaninfrei, seine basale Hälfte war bräunlich bis rotviolett gefärbt. Anthocyanin befand sich gelöst im Zellsafte einiger subepidermaler Zellschichten, wobei die Epidermis stets anthocyaninfrei war. Auch waren die Gefässbündel in diesem Teil des Blattstieles von Parenchymzellen umgeben, die ebenfalls roten Zellsaft führten. Exemplare aus Saadjärv (unweit Tartu) wiesen auch im August (5. 8. 1923) dieselben Verhältnisse auf. Nachdem die Früchte reif geworden sind, tritt bei den Blättern Herbstfärbung auf, wobei sie verhältnismässig intensiv gelb werden. Anthocyanin ist bei derartigen Blättern nur im Blattstiel vorhanden, und zwar in derselben Lokalisation wie im grünen Blatte. Da ich nie eine Spur von Anthocyaninbildung beobachten konnte, auch nicht bei Blättern, deren Blattstiele beschädigt waren, so ist anzunehmen, dass die Spreite zu dieser Zeit vollständig das Vermögen Anthocyanine zu bilden eingebüsst hat.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

(43 a). *Solenostergma bicolor*.

Diese Pflanze ist nach Gertz¹⁾ durch reichliches Auftreten von Anthocyanin sowohl in jungem wie in absterbendem Blatte ausgezeichnet, wobei in beiden Fällen das Anthocyanin im Zellgewebe, das sich unter den Palissadenzellen befindet, auftritt. Nach diesen Angaben zu urteilen, dürfte es sich hier wohl um die Pigmentkombination A [1(1)1] handeln.

Liliaceae.

44. *Veratrum nigrum* L.

Dass die Blüten roten Zellsaft in den Blütenblättern führen, ist längst bekannt²⁾. Die Blätter dieser Pflanze dagegen fand ich in Tschemal (Altai) stets anthocyaninfrei. Die jungen Triebe, die Anfang Mai die Erdoberfläche durchbrechen, sind etwas gelblichgrün; nachher entwickeln sich die grossen dunkelgrünen Blätter, die ebenfalls vollkommen frei von roten Pigmenten sind. Schon im August (20. 8. 1920) beobachtete ich reichlich Herbst-

1) Gertz, O., „Studier“, p. 30.

2) Marquart (nach Mohl, Unters. üb. d. winterl. Färb. d. Blätter, Verm. Schrift. bot. Inhalts, Tübingen 1846, p. 377).

blätter, die stets eine rein gelbe Färbung aufwiesen. Mikroskopisch habe ich diese Pflanze nicht untersucht, da jedoch viele Exemplare und im Laufe von mehreren Jahren beobachtet wurden, so vermute ich, dass die Blätter dieser Pflanze das Vermögen Anthocyanine oder Hämatokarotinoide zu bilden nicht besitzen.

45. *Allium victorialis* L.

Bei dieser Pflanze fand ich die Blattspreite ganz konstant anthocyaninfrei. Im Herbst färben sich die Spreiten gelb, wobei diese Färbung durch Xanthokarotinoide bedingt wird.

Pflanzen, die ich in Tartu (Hort. Bot. 28. 9. 25) untersuchte, zeigten vollständige Übereinstimmung mit den Exemplaren dieser Art, die ich auf sumpfigen subalpinen Wiesen bei Karakol (Altai) beobachtete. Der Prozess der Vergilbung verläuft verhältnismässig langsam. Er beginnt an der Blattspitze und schreitet von hier aus nach der Blattbasis zu, jedoch so, dass die Geschwindigkeit der Verfärbung in den zentralen Partien der Spreite grösser ist als in den peripheren. So entsteht ein gelber scharfer schmaler Keil, der in das grüne Gewebe sozusagen hineindringt. Oft ist der apikale Teil schon der Verwesung verfallen, bevor noch die Gelbfärbung die Blattscheide erreicht hat. Die grünen Blatteile führen im Mesophyll ca 4—5 μ messende Chloroplasten; die Epidermis ist farblos. In den gelben Teilen sind die Chloroplasten in 3—4 μ messende Xanthoplasten verwandelt, teils auch vollkommen destruiert, so dass gelbe Xanthokarotinoide enthaltende Öltropfen entstanden sind. Anthocyanine und Hämatokarotinoide fehlen.

Die langen geschlossenen Blattscheiden dagegen führen Anthocyanin, besonders reichlich in ihrer unteren Hälfte. Obschon die inneren Blattscheiden von den äusseren bedeckt sind, enthalten diese 1—2 Scheiden roten Zellsaft, und zwar immer in den äusseren Epidermiszellen. Die innere Epidermis und das parenchymatische Gewebe sind stets anthocyaninfrei. Die Schliesszellen der Spaltöffnungen besitzen farblosen Zellsaft. Die Blattscheiden sind an der Basis etwas angeschwollen, was dadurch bedingt ist, dass sie hier die verhältnismässig grosse Knospe des nächstjährigen Sprosses (Taf. I, A₁) umschliessen. Diese ist bedeckt von 4 Niederblättern, die nur aus geschlossenen Blattscheiden bestehen;

am oberen Ende bilden sie eine kleine Öffnung, und an einer Seite erhebt sich ein kleines gelblichweisses Rudiment der Blattspreite (Taf. I, A₂). Diese Niederblätter (Scheiden) sind sehr intensiv violettrot gefärbt — besonders stark das äussere, jedoch auch die inneren führen auf ihrer Aussenseite Anthocyanin, nur das Allerinnerste ist gewöhnlich gelblichgrün. Unter ihnen befinden sich die noch gefalteten Laubblätter (Taf. I, A₃). Diese sind grünlichgelb, nie rötlich. Auch die Niederblätter führen Anthocyanin ausschliesslich im Zellsaft der Epidermiszellen. Oft kann man beobachten, dass die Konzentration des Farbstoffes in der Umgebung der Spaltöffnungen am schwächsten ist. Die Schliesszellen selbst fand ich stets anthocyaninfrei. Die Laubblätter führen im Mesophyll Chloroplasten und teils auch Übergangspplastiden (zu Xanthoplasten). — Im nächsten Jahre befreien sich die Knospen von den sie deckenden Laubblattscheiden, die Niederblätter dienen einige Zeit als Schutzvorrichtung, nachher verwesen sie, ohne jedoch vorher grün oder gelb zu werden. Die Niederblätter verhalten sich wie A[111].

Beob. P.-Komb.: A[000]

46. *Erythronium dens canis* L. *sibiricum* Fisch. et Mey.

Diese Pflanze bedeckt im Altai besonders oft die nördlichen Abhänge, und zwar tritt sie massenhaft, nachdem die *Anemone altaica* verblüht ist, auf. Die jungen Blätter stehen anfangs fast aufrecht und sind besonders stark auf der unteren (äusseren) Seite pigmentiert. Nachher sieht man auch auf der Blattoberseite die violettrote Färbung, besonders im apikalen Blatteile, jedoch verschwindet diese Färbung bald und die Blätter werden vollkommen grün, worin sich die f. *sibiricum* von der europäischen Form, welche auch später gefleckte Blätter besitzt, unterscheidet.¹⁾ Die im April untersuchten jungen Blätter zeigten folgendes Verhalten: sowohl auf der Oberseite der Blätter, wie auf der unteren Seite sind die Epidermiszellen farblos. Unter den Epidermiszellen befinden sich gestreckte Zellen, deren Längsachse der Blattspreite parallel verläuft. Diese Zellen enthalten roten Zellsaft. Eben solchen Zellsaft führen auch die subepidermalen Zellschichten des Schwammparenchyms. (22. 4. 1921, Tschernal, Altai.) Die „Herbstblätter“ bilden sich sehr

1) Krylow, „Flora Altaja“, Tomsk 1908—1912, p. 1345.

früh, zu einer Zeit, wo die nördlichen Abhänge mit üppiger Vegetation bedeckt sind. Ausnahmslos waren diese Blätter gelb gefärbt. (10. 6. 1921, Tschernal, Altai.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

47. *Majanthemum bifolium* (L.) F. M. Schmidt.

Die jungen Blätter der noch nicht blühenden Exemplare sind hellgrün gefärbt und, soviel ich sehen konnte, stets anthocyaninfrei. (30. 5. 1925, unw. Tartu.) — Bei blühenden Exemplaren ist die Blattspreite vollkommen frei von roten Pigmenten; die Epidermis ist farblos, das Mesophyll führt 5—7 μ messende Chloroplasten. Der Blattstiel dagegen enthält in der unteren Hälfte roten Zellsaft in isolierten subepidermalen Zellkomplexen. Eine ebensolche Anthocyaninlokalisierung fand ich im Stengel.

Herbstblätter wurden im August beobachtet. (8. 8. 1925, unw. Tartu.) — Die Blätter waren ausnahmslos gelb gefärbt. Auch solche Exemplare, bei welchen Stengel oder Blattstiel eingeknickt waren, hatten gelbe Blätter gebildet. Es ist deshalb wohl nicht zu bezweifeln, dass der Blattspreite die Fähigkeit abgeht, die roten Pigmente zu bilden. Ein Querschnitt durch das gelbe Blatt lehrt, dass die Färbung durch ca 3—4 μ messende Xanthoplasten bedingt ist. Zum Teil sind diese bereits zerstört, und in den Zellen sind gelbe Öltröpfchen zu beobachten. Die Niederblätter sind nicht untersucht worden.

Beob. P.-Komb.: A [000]

48. *Polygonatum multiflorum* (L.) F. M. Schmidt.

Die Laubblätter sind anfangs von den scheidigen Niederblättern eingehüllt. Mitte April erheben sich die Laubblätter über diese und stehen fast aufrecht dicht gedrängt auf dem noch kurzen Stengel. Sie sind am intensivsten auf ihrer unteren (äusseren) Fläche gefärbt und erscheinen hier bläulichrot bis bräunlich. Die untersten Blätter sind auf ihrer gesamten Unterfläche pigmentiert; die ihnen folgenden aber fast nur im apikalen Teile der Spreite. Der Farbstoff (Anthocyanin) befindet sich im Zellsafte der Mesophyllzellen gelöst, die der farblosen Epidermis unmittelbar anliegen; besonders stark ist die Rotfärbung in der Umgebung der Gefässbündel und in den gelenkartigen Befestigungsstellen der Blätter. Der Stengel ist ebenfalls in den belichteten Teilen violett gefärbt und enthält Anthocyanin be-

sonders reichlich in der parenchymatischen Zellschicht unter der Epidermis. Auch die belichteten Rhizomteile sind bräunlichrot bis violett gefärbt und führen violetten Zellsaft ebenfalls in der ersten Zellschicht unter der Epidermis, zum Teil aber auch in tieferem Gewebe. Auch die Niederblätter enthalten reichlich Anthocyanin, und zwar ebenfalls subepidermal lokalisiert. Beide peripheren Zellagen unter den Epidermen enthalten gefärbten Zellsaft, jedoch ist die Färbung viel intensiver auf der morphologischen Unterseite der Niederblätter. Oft erscheinen die Niederblätter der Nervatur parallel gestrichelt, wobei dann Zellgruppen mit violetter Zellsaft mit farblosen Zellkomplexen abwechseln. Die Niederblätter enthalten auch Chloroplasten, und zwar hauptsächlich in denselben Zellschichten, wo sich das Anthocyanin am reichlichsten findet. (7. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu). — Am 16. Mai untersuchte ich dieselben Exemplare. Die Blätter der im Blühen begriffenen Pflanzen erwiesen sich grösstenteils als vollkommen frei von rotem Pigment. Nur die alleruntersten Blätter waren an ihrem Gelenk und teils auch in den basalen Teilen der Spreiten etwas violett gefärbt und enthielten Anthocyanin in subepidermalen Zellen. Der Stengel war in seinem oberen Teil grün, in der basalen Hälfte ebenfalls rötlich pigmentiert, jedoch nicht gleichmässig, sondern punktiert, so dass der rote Untergrund dicht mit grünlichen Fleckchen bedeckt erschien. Diese Flecken befinden sich unter den Spaltöffnungen. Reichlich Anthocyanin führt die erste Zellage unter der Epidermis. Die Niederblätter waren im Vertrocknen. Sie hatten ihren ursprünglichen Anthocyaningehalt beibehalten, auch war die Lokalisation des Pigmentes unverändert. (16. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Die auf der Insel Kassaar (Hiiumaa) untersuchten Exemplare waren bereits verblüht; es hatten sich auch grüne Früchte gebildet. Die Blätter sind etwas bläulich vom Wachsüberzug und in allen Teilen vollkommen anthocyaninfrei — auch der basale Gelenkteil ist frei von rotem Pigment und erscheint weisslich. Stellenweise sind die Blätter verletzt und an diesen Stellen intensiv rot gefärbt — die Färbung rührt jedoch nicht von Anthocyanin her, sondern von einem nicht näher untersuchten roten Pigment, das die Zellwände imprägniert und auch in den Interzellularen als rötliche Masse auftritt. Der Stengel ist ebenfalls fast frei von Anthocyanin, und nur in seinem basalen Teil treten kleine

rötlich gefärbte längliche Fleckchen auf. Das Anthocyanin ist auch hier im Zellsafte der subepidermalen Zellschichten gelöst; das Rhizom (unterirdisch) ist anthocyaninfrei. Die Niederblätter sind gänzlich verwest. Wo noch erhaltene trockene Niederblätter zu finden waren, enthielten sie Anthocyanin. (7. 7. 1925.) — Die Laubblätter sind zum Teil noch grün, jedoch grösstenteils vergilbt. Dieser Prozess setzt an der Blattspitze und am Blattrande ein. Nie bildet sich hierbei Anthocyanin, auch die verletzten (eingeknickten etc.) Stengel tragen immer rein gelbe Herbstblätter. Ihre gelbe Färbung rührt von Xanthoplasten (ca 3—5 μ) her.

Also verhalten sich bei *Polygonatum multiflorum* die Laubblätter und Niederblätter total verschieden. Erstere sind konstant anthocyaninführend: A [111], die Laubblätter enthalten aber Anthocyanin nur in der ersten Hälfte des Sommers, nachher bilden sie diese Verbindung nie.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

49. *Polygonatum officinale* All.

Es liegen nur Beobachtungen über Herbstfärbung vor. An trockenen nach Süden gerichteten Abhängen war diese Art durch konstant gelbe Herbstblätter ausgezeichnet, — nie fand ich in ihnen Anthocyanin. (28. 8. 1921, Tschemal, Altai.) — Es ist sehr wahrscheinlich, dass *Polygonatum officinale* sich ebenso verhält, wie *P. multiflorum*.

50. *Convallaria majalis* L.

Die konischen, einige cm messenden Knospen bestehen aus mehreren scheidigen Niederblättern, die die noch unentwickelten Laubblätter umhüllen. Die Niederblätter sind violettfarbig; diese Färbung ist am intensivsten bei den äusseren Blättern und schwächer bei den inneren, jedoch auch diese führen violetten Zellsaft. Die äusseren Blätter sind auch in den verdeckten Teilen violettrot. Nie ist die Färbung ganz gleichmässig, sondern es sind dicht gedrängte farblose Fleckchen auf dem dunklen Grunde zu sehen. Die Epidermiszellen fand ich in allen Fällen farblos. Anthocyanin führten die peripheren Mesophyllzellen auf der morphologischen Unterseite der Niederblätter. (17. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die innersten Niederblätter können nacher ebenso anthocyaninreich sein wie die äussersten. Den violetten Zellsaft

findet man immer besonders reichlich in den Mesophyllzellen, die an die Epidermis der Blattunterseite grenzen; ausser gefärbtem Zellsaft bemerkt man in diesen auch tiefviolette kugelige „Tropfen“ von verschiedener Grösse. Unter der Epidermis der morphologischen Oberseite der Niederblätter enthalten die Zellen farblosen Zellsaft. (2. 5. 1925.) Allmählich vertrocknen die Niederblätter, ohne jedoch ihren Anthocyaningehalt einzubüssen. Auch eine Abnahme des Pigmentgehaltes ist kaum zu bemerken. Allerdings erscheinen die Niederblätter grösstenteils gefleckt, wobei die anthocyaninfreien Stellen sich unter den Spaltöffnungen und in deren Umgebung befinden. Die Lokalisation des roten Zellsaftes fand ich unverändert. (8. 6. 1925.) — Am 5. 7. 1925 fand ich bei Exemplaren auf der Insel Kassaar (Hiiu-maa) die Niederblätter halb verwest. In der Zeit, wo die Spreiten der Laubblätter bereits zum Teil abgestorben sind, erscheinen ihre Scheiden oft an der Basis angeschwollen (Taf. I, Fig. C, 1), wobei ihr Durchmesser hier nicht selten das Dreifache des ursprünglichen beträgt. Die Scheiden sind hier oft durch die heranwachsende nächstjährige Knospe einseitig zerrissen. Obwohl die Knospe durch die Blattscheiden vollkommen verdeckt ist, hat sich der rote Zellsaft in den Niederblättern sehr schön entwickelt, und diese erscheinen intensiv violettrot. In dem apikalen Teil der Niederblätter ist diese Färbung fast kontinuierlich, nach unten zu aber treten mit zunehmender Dichtigkeit kleine anthocyaninfreie Zellkomplexe auf, die sich in der Nähe der Spaltöffnungen (gew. unter diesen) befinden. Die Lokalisation des violetten Zellsaftes fand ich ebenso, wie in den schon beschriebenen überwinterten Niederblättern. (17. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Also fand ich die Niederblätter konstant anthocyaninführend: A [111]. Es ist sehr wahrscheinlich, dass in ihnen Anthocyaninbildung ganz unabhängig von der Lichtwirkung stattfindet.

Die jungen Laubblätter sind in der Knospe grün gefärbt. Sie führen ausnahmsweise auch Anthocyanin, jedoch in so geringen Mengen und in so unregelmässiger Lokalisation, dass man wohl annehmen muss, dass hier die Bildung dieses Stoffes nutzlos ist. Ganz vereinzelt Zellkomplexe in dem peripheren Mesophyll der Blattunterseite, und nur in der Nähe der Blattspitze, führten rosafarbigem bis violettem Zellsaft. Auch im Frühjahr, wenn sich die zusammengerollten Laubblätter über die

Niederblätter erheben, sind sie in der Regel ebenso anthocyanin-frei. Dass aber der Blattspreite in diesem Alter das Vermögen Anthocyanin zu bilden nicht ganz abgeht, folgt daraus, dass man zuweilen in dem apikalen gelblich gefärbten Teile der Laubblätter vereinzelt subepidermale Anthocyanindioblaste findet. (7. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Wenn die Blätter ihre endgültige Grösse erreicht haben, sind sie vollständig frei von roten Pigmenten und führen in ihrem Mesophyll reichlich Chloroplasten. Dagegen sind die röhrig geschlossenen Blattscheiden in den blossgelegten Teilen immer rötlich gefärbt, wobei die Rotfärbung auch hier in kleinen, dicht gedrängten Fleckchen auftritt. Die innerste Blattscheide ist gewöhnlich grün und nur in dem unbedeckten apikalen Teile anthocyaninführend. Auch in den aus 1—10 und mehr subepidermalen Zellen bestehenden „Fleckchen“, die die Blattscheiden bedecken, befinden sich in den Zellen die schon erwähnten „Farbtropfen“. (8. 6. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — In Folge von Beschädigung der Blattscheiden hatten sich frühzeitig (Anfang Juli) Herbstblätter gebildet. (5. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.) — Nie enthielten diese Blätter in der Spreite Anthocyanin. Die gelbe Färbung war bedingt durch Xanthoplasten. (5. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.)

Das herbstliche Vergilben der Blätter beginnt in den apikalen Blatteilen und schreitet von hier aus in basipetaler Richtung fort. Die gelben Blätter zeigen an den Querschnitten folgendes: die Epidermis ist farblos, das Mesophyll erscheint gelblich durch ca 2—3 μ messende Xanthoplasten und gelbe Öltropfen, die aus letzteren entstanden sind. Die roten Zellsaft- und Plastidenpigmente fehlen. Dagegen enthalten die Blattscheiden Anthocyanin in derselben Lokalisation wie in den grünen Blättern. (8. 9. 1925, Vahi, Tartu; 17. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [(1)00]

50. *Paris quadrifolia* L.

Diese Pflanze wurde auf einer Gehölzwiese auf der Insel Kassar (Hiiumaa) beobachtet. Anfang Juni (5. 6. 1925) waren die Exemplare grösstenteils noch vollkommen grün, obwohl die Beeren schon fast reif, also schwarz gefärbt waren, zum Teil hatten sich jedoch schon Herbstblätter gebildet. Bei den grünen Exemplaren ist die Blattspreite ganz anthocyaninfrei, nur der kurze Blattstiel enthält zuweilen etwas Anthocyanin, gelöst im Zellsaft

der subepidermalen Zellen. Der Stengel besitzt ebenfalls eine farblose Epidermis und führt in den peripheren Zellen der primären Rinde sowohl Chloroplasten als Anthocyanin.

Die Blätter können jedoch auch um diese Zeit noch unter gewissen Umständen reichlich Anthocyanine bilden. Dieses beweisen nämlich Exemplare mit etwas eingeknickten Stengeln, denn oft hatten derartige Exemplare so beträchtliche Anthocyaninmengen gebildet, dass der Blattwirtel fast schwarz gefärbt erschien. Die mikroskopische Betrachtung der Blätter lehrt, dass die apikalen und basalen Blatteile und die Nervatur farbstofffrei sind. Die Blattspreite führt Anthocyanin ausschliesslich im Mesophyll, und zwar in dessen äusseren Schichten, die an die Epidermis der Blattoberseite grenzen. Auch die Mesophyllzellen, die der unteren Epidermis anliegen, führen oft violetten Zellsaft. Die zentralen Teile des Mesophylls sind anthocyaninfrei. Das Mesophyll führt gut entwickelte Chloroplasten und sehr reichlich rundliche bis ovale Stärkekörner¹⁾.

Die Herbstblätter dieser Pflanze sind gelb gefärbt. Diese Färbung ist gewöhnlich nicht besonders intensiv. Anthocyanin enthalten die Blätter überhaupt nicht, oder das violettrote Pigment tritt in derselben Ausdehnung auf, wie im grünen Blatte. Die gelbe Färbung rührt von Xanthokarotinoiden her, die aber, wie es scheint, bald oxydiert werden, denn die Blätter sind oft weisslichgelb. (25. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.) Das Verhalten des Niederblattes ist mir unbekannt.

Beob. P.-Komb.: A [(1)(1)(1)].

Burmanniaceae.

51 a. *Apteria setacea*.²⁾

Das ganze oberirdische vegetative System (der Stengel und die rudimentären Blätter) ist nach J o h o w bläulichviolett gefärbt. Dieser Saprophyt soll gänzlich chlorophyllfrei sein und in dem Parenchym des Stengels anstatt Chloroplasten goldgelbe Chromatophoren enthalten. Die erwähnte violette Färbung der Pflanze wird durch gefärbten Zellsaft verursacht, der sich in

1) Die gleichzeitig untersuchten grünen Blätter von *P. quadrifolia* enthielten im Mesophyll nur wenig Stärke.

2) J o h o w, Fr., Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 16, 1885, p. 419.

allen genannten Organen in den Epidermiszellen befindet. Aus den Angaben von Johow darf man schliessen, dass es sich um eine permanent pigmentierte Form handelt.

P.-Komb.: hA [111]

51 b. *Burmannia setacea*¹⁾

verhält sich nach Johow ebenso wie *Apteris setacea*, ist also chlorophyllfrei und führt Anthocyanin in den Epidermiszellen.

P.-Komb.: hA [111]

Orchidaceae.

52. *Ophrys muscifera* Huds.

Es war mir nur möglich, wenige Exemplare dieser Pflanze auf der Insel Saaremaa zu untersuchen. Hierbei fand ich die Blüten anthocyaninführend, sonst aber erwies sich die Pflanze als gänzlich anthocyaninfrei. (24. 6. 1924.)

Beob. P.-Komb.: A [000]

53. *Orchis rivini* Gouan.

Von dieser Art beobachtete ich eine weissblütige Form (Albino) auf der Halbinsel Sõrve (Saaremaa). Sie erwies sich in allen Teilen, sowohl in den Blüten als in den Stengeln, Blättern etc., als gänzlich frei von Anthocyanin. Obwohl die Beobachtungen nicht weiter ausgedehnt werden konnten, unterliegt es kaum einem Zweifel, dass diese Form sich wie \bar{A} [000] verhält.

54. *Herminium monorchis* (L.) R. Br.

Die von mir untersuchten Exemplare dieser Pflanze stammen von Strandwiesen auf der Insel Kassaar (Hiiumaa), wo sie nicht selten auf etwas trockeneren Lokalitäten auftritt. Grösstenteils standen die Exemplare in Blüte, jedoch konnte ich auch noch nicht blühende Pflanzen untersuchen. Es stellte sich heraus, dass dieser Art sowohl Anthocyanine als Hämatokarotinoide abgehen.

Die Blätter weisen auf der Oberseite ein mächtig entwickeltes epidermales Wassergewebe auf, das $1/2$ — $3/4$ der Blattgesamtdicke ausmacht. Das darunterliegende Assimilationsgewebe

1) Johow, Fr., Die chlorophyllfreien Humusbewohner West-Indiens, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 16, 1885, p. 419.

ist nicht in Palissaden- und Schwammparenchym gesondert; es enthält ca 4 μ messende Chloroplasten. Roter Zellsaft und Plastidenpigmente fehlen im Blatte. Auch alle anderen Organe (Blüten, Stengel, Knollen) enthalten sie nicht. Die bräunliche Färbung der Knollen rührt her von gebräunten Zellwandungen des abgestorbenen peripheren Gewebes. (11. 7. 1925.) — Auch im August untersuchte ich diese Pflanze und fand ihre Blätter stets frei von roten Pigmenten. So verhielten sich auch Pflanzen trockener Standorte und solche mit mechanisch verletzten Stengeln.

Beob. P.-Komb.: [000]

55. *Epipactis rubiginosa* (Crtz.) Gaud.

Die Exemplare, die unweit Kehila (Saaremaa) beobachtet wurden, waren oft sehr stark pigmentiert, so dass die ganze Pflanze dunkelviolet, fast schwarz gefärbt erschien. Die mehr oder minder stark gefalteten jungen Blätter sind an der Blattunterseite (äussere Seite) besonders intensiv gefärbt. Die Blätter führen Anthocyanin ausschliesslich in den Epidermiszellen, sowohl auf der Blattoberseite wie auf dessen Unterseite. Die Schliesszellen führten farblosen Zellsaft. Der Stengel enthält gleichfalls Anthocyanin in Epidermiszellen, wobei die Farbstoffkonzentration hier oft sehr gross ist. Zum Teil enthalten auch die peripheren Zellen des Rindenparenchyms Anthocyanin. (25. 6. 1925.) — Die Exemplare mit schon reifen Früchten hatten zum Teil Herbstfärbung angenommen. Meist waren hierbei die Blätter gelb gefärbt, jedoch in einigen Fällen wurden auch rot gefärbte Herbstblätter beobachtet. Sie enthielten Anthocyanin nur in Epidermiszellen, das Mesophyll war farblos und enthielt Xanthoplasten. (8. 8. 1925, Annikats, Hiiumaa.)

Beob. P.-Komb.: iA [111]; A [(1)(1)(1)]

56. *Neottia nidus avis* (L.) Rich.

Dieser Saprophyt ist von Wiesner¹⁾ eingehend untersucht worden. Er fand bräunliche Chromoplasten in oberirdischen Organen — in Blütenteilen und Stengeln — und zum Teil auch in den unterirdischen Pflanzenteilen. Im Stengel befinden sich die Chromoplasten in den Epidermiszellen und im

1) Wiesner, J., Unters. über die Farbst. einiger für chlorophyllfrei gehalt. Phanerog., Jahrb. f. wiss. Bot., 1872, p. 8.

Grundparenchym; was die Form der Chromoplasten und ihre Grösse betrifft, so sei auf die Arbeit Wiesner's verwiesen. Ich untersuchte diese Pflanze bei Tagamõis (Saaremaa) und konnte die Angaben von Wiesner bestätigen; ich überzeugte mich hierbei, dass diese Pflanze in allen Teilen anthocyaninfrei ist. (24. 6. 1924.) — Was für ein Hämatokarotinoid die Chromoplasten enthalten, ist unbekannt.

Beob. P.-Komb.: hC [111]

Dicotyledoneae.

Salicaceae.

57. *Populus tremula* L.

Die äusseren Knospenschuppen sind gelblichbraun gefärbt, was durch eine bräunliche Masse, die die Zellumen erfüllt, hervorgerufen wird. Die inneren, aus lebenden Zellen bestehenden Niederblätter dagegen enthalten sowohl Chloroplasten als roten Zellsaft, wobei dieser hier in peripheren subepidermalen Zellen der morphologischen Unterseite der Niederblätter auftritt. (25. 8. 1925, Vägeva.) — Bei den im Februar untersuchten Knospen waren alle Knospenschuppen bereits abgestorben; Anthocyanin war im toten Gewebe nicht nachweisbar. Die am 14. 5. 1925 untersuchten Knospenschuppen (Elva, unw. Tartu) erwiesen sich ebenfalls als abgestorben und frei von den roten Pigmenten.

Die Blätter dieser Pflanze sind durch besonderen Anthocyaninreichtum ausgezeichnet. Die jungen Blätter sind intensiv braunrot bis bräunlich, und zwar sowohl Lamina als Blattstiel. Anthocyanin befindet sich in der Blattspreite besonders reichlich in der ersten Zellschicht des Palissaden- und den untersten Schichten des Schwammparenchyms, während die zentralen Mesophyllteile, ebenso die Epidermis, anthocyaninfrei sind. Der Blattstiel ist intensiv rot nur auf seiner Oberseite; auf der unteren Seite erscheint er grünlich bis gelblich. Er führt Anthocyanin hauptsächlich in den Kollenchymzellen, während die Epidermiszellen farblosen Zellsaft enthalten. In der Umgebung der Leitstränge befinden sich nicht selten ebenfalls anthocyaninführende Zellen. (14. 5. 1925, Elva; 17. 5. Voldi.) — Anfang Juni auf der Insel Saaremaa untersuchte Exemplare wiesen ganz

dieselben Verhältnisse auf. (5. 6. 1924.) — Die entwickelten Blätter sind in der Regel grün (unten bläulichgrün) und vollkommen anthocyaninfrei, auch der Blattrand, die Nervatur und der Blattstiel. (29. 6. 1925, Tartu.)

Während der Sommerdürre im Juli 1925 beobachtete ich auf der Insel Kassaar (Hiiumaa) Bildung von „Herbstblättern“, die eine Abtrennungsschicht ausbildeten, sich gelb färbten und abfielen. Sie erwiesen sich stets als anthocyaninfrei. Dagegen bildet sich im Herbst in den Blättern, bevor sie sich ablösen, sehr oft Anthocyanin. Die Rotfärbung tritt zuerst am Blattrande auf, jedoch bald erscheinen auf der Blattoberseite ziemlich grosse unscharf konturierte Flecke, die sich vergrössern und deren Intensität zunimmt. Gleichzeitig mit der Zunahme an Zellsaftpigmenten nimmt der Chlorophyllgehalt der Blätter ab, und diese erscheinen zuletzt sehr intensiv karminrot gefärbt. Lokalisation des roten Zellsaftes in der Blattspreite: Epidermis farblos, Palissadenparenchym rot, zentrale Mesophyllteile mit farblosem Zellsaft, die untersten Schwammparenchymzellen oft wieder mit rosa oder rotem Zellsaft. Die Chloroplasten haben sich in ca 2, 5—3 μ messende Xanthoplasten umgewandelt. Der Blattstiel enthält ebenfalls roten Zellsaft in den peripheren Zellschichten unter der Epidermis und in den Parenchymzellen in der Nähe der Gefässbündel. (8. 9. 1925, Tartu; 5. 10. 1923, Pühajärv.) — Eben solche Anthocyaninlokalisierung in den jungen Blättern und Herbstblättern beobachtete auch Gertz¹⁾. Dagegen sollen nach Wheldale Onslow²⁾ die Herbstblätter regelmässig gelb gefärbt sein. Wenn diese Angabe sich bestätigen sollte, so verhält sich *Populus tremula* in England wie: A [1(1)(1)].

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

(57 a) *Salix hastata* L.

Nach Gertz³⁾ enthalten die Blätter, die die Spitze der Jahrestriebe bedecken, Anthocyanin in den Zellen des Palissadengewebes. Die Herbstblätter sollen sich ebenfalls durch oft äusserst starke Rotfärbung auszeichnen, wobei sie Anthocyanin in sämtlichen Mesophyllen führen. Nach diesen Angaben zu

1) Gertz, O., „Studier“, p. 88.

2) Wheldale Onslow, M., l. c. p. 26.

3) Gertz, O., „Studier“, p. 91.

urteilen, dürfte sich *Salix hastata* in Schweden wie A [1(1)1] verhalten.

(57 b) *Salix polaris* W g.

Nach Angaben von Th. Wulff¹⁾ ist diese Pflanze auf Spitzbergen, wenn sie auf trockenem Boden auftritt, durch konstante Violett-färbung der Blattspreite, und zwar von deren Unterseite, ausgezeichnet. Hierbei soll die anthocyaninführende Zellschicht ein echtes Hypoderma aus abgeplatteten weitleumigen Zellen darstellen. Da andererseits von Th. Wulff angegeben wird, dass diese Pflanze in „dichten feuchten Moosrasen eingebettet“ anthocyaninfrei ist, so handelt es sich hier wohl um die Pigmentkombinationen iA [111] und A [(1)(1)(1)].

58. *Salix repens* L. *rosmarinifolia* Koch.

Die Zweige und Knospen sind rot gefärbt, besonders intensiv die letzteren. Die Knospendecke ist durch eine kappenförmige Bildung vertreten, die die jungen Blattanlagen vollständig einhüllt und auf Querschnitten einen kontinuierlichen Ring darstellt. Die Epidermiszellen der Aussenfläche besitzen stark verdickte Aussenwandungen, die intensiv gelb gefärbt sind. Die Epidermiszellen, ebenso die ihnen folgenden 2—3 Zellschichten des Mesophylls, führen intensiv roten Zellsaft. Diesem roten Aussenmantel folgt farbloses Gewebe; die inneren subepidermalen Schichten und die Epidermis führen gleichfalls Anthocyanin gelöst in Zellsaft und bilden den zweiten Anthocyaninmantel. Die jungen Blattanlagen enthalten Chloroplasten und sind frei von roten Pigmenten. (7. 4. 1925, Umgebung von Tartu.) — Die Kappen lösen sich ab. Sie sind bräunlichrot und führen auch jetzt Anthocyanin, sowohl in den Epidermiszellen als in den peripheren subepidermalen Zellen, und zwar besonders reichlich auf der morphologischen Unterseite des Organs. (14. 5. 1925, Umgebung von Tartu.)

Die jungen Blätter sind verhältnismässig intensiv rötlich-braun gefärbt, besonders auf der unteren Seite der apikalen Blatthälfte. Anthocyanin findet sich hier ausschliesslich gelöst im Zellsaft der subepidermalen Zellschichten des Mesophylls und in den Palissadenzellen, — nie fand ich roten

1) Wulff, Th., Bot. Beob. aus Spitzbergen, p. 51.

Zellsaft in den Epidermiszellen. (14. 5. 1925.) — Die Ende Mai untersuchten ausgewachsenen Blätter erwiesen sich in der Regel als anthocyaninfrei. Sowohl im Blattstiel als im Blattrande war auch nicht eine Spur von Anthocyanin zu finden. Dass jedoch den grünen Blättern das Vermögen Anthocyanin zu produzieren keinesfalls fehlt, beweisen rotgefärbte verletzte Blätter, die roten Zellsaft in peripheren subepidermalen Zellschichten enthalten. Die Epidermis ist auch bei diesen Blättern frei von Anthocyanin. (24. 5. 1925, Vägeva.) — Auch im Juni können die jungen Blätter noch Anthocyanin führen. Die Lokalisation des Pigments erwies sich als übereinstimmend mit den schon beschriebenen Exemplaren aus Vägeva und Tartu. Der Blattstiel ist ebenfalls rot gefärbt. Auch hier tritt der Farbstoff gelöst in den peripheren Zellschichten unter der Epidermis und in den die Leitbündel umgebenden Parenchymscheiden auf. (19. 6. 1924, Vilsandi, Saaremaa.) — Herbstblätter beobachtete ich auf einem Niedermoore unweit Vägeva. Es fanden sich hauptsächlich gelbe Herbstblätter, und zwar auch bei Exemplaren, die gut belichtet waren. Nicht selten traten jedoch auch rotgefärbte Blätter mit schon ausgebildeter Trennungsschicht auf. Diese Blätter befanden sich immer in den oberen Teilen der Zweige und hatten sich aus jungen Blättern gebildet, die die „Frühlingsfärbung“ beibehalten hatten. Da, wo in einzelnen Fällen eine Neubildung von Anthocyanin stattfindet, beginnt diese stets in noch grünem Blatte; gleichzeitig mit der Bildung des roten Pigments vollzieht sich der Abbau des Chlorophylls. In den rotgefärbten Herbstblättern befindet sich der rote Zellsaft in den Palissadenzellen und in den unteren Zellschichten des Schwammparenchyms. Von der Nervatur ist besonders der Mittelnerf auf der Blattunterseite rot gefärbt. Ebenso gefärbt finde ich den Blattstiel. Auch hier ist das Anthocyanin subepidermal lokalisiert. Die Xanthoplasten (ca 2,5—3 μ), die sich aus Chloroplasten gebildet haben, sind am besten in den zentralen farblosen Teilen der Blattlamina zu beobachten. Die überwiegende Anzahl der Herbstblätter ist jedoch, wie schon erwähnt, gelb gefärbt. Diese Blätter führen nur Xanthoplasten und farblosen Zellsaft. Auch die Blattstiele sind in der Regel anthocyaninfrei. (26. 8. 1925, Vägeva.) — Herbstblätter hatten sich massenhaft Anfang Oktober gebildet. Auch jetzt war es deutlich zu sehen, dass wenigstens 90% der Blätter gelb gefärbt ist und

die anderen mehr oder minder reichlichen Anthocyaningehalt aufweisen. Lokalisation des Pigmentes, Grösse der Xanthoplasten — wie vorher. (10. 10. 1925, Vägeva.)

Beob. P.-Komb.: A[1(1)(1)]

Salix-Arten

besitzen sehr oft gelbe Herbstblätter, wie dies aus Angaben von Treviranus, Engelmann, Gertz, Wheldale u. a. zu ersehen ist und wie es auch meine eigenen Beobachtungen lehrten. Ebenso ist es sicher, dass sie in ihren jungen Blättern sehr oft Anthocyanin bilden. Deshalb darf man erwarten, bei näherer Untersuchung der Weiden oft die Pigmentkombinationen A[1(1)(1)] und A[1(1)0] zu finden und wohl auch die Kombination \bar{A} [000]. Letzterer Fall dürfte z. B. bei der f. *laeta* von *Salix repens rosmarinifolia*¹⁾ vorliegen. Die typische Form dieser Pflanze besitzt rötliche Zweige, die Anthocyanin in den Epidermiszellen und den subepidermalen Kollenchymzellen führen²⁾, die f. *laeta* aber ist durch gelbe, vermutlich anthocyaninfreie Zweige ausgezeichnet.

Myricaceae.

59. *Myrica gale* L.

Die Knospen sind im Winter rötlichbraun gefärbt. Bei näherer Betrachtung der Knospenschuppen sieht man, dass ihre apikalen Teile die erwähnte Färbung aufweisen und hier aus abgestorbenem Gewebe bestehen; dieser Zone folgt eine rötliche oder rote, die basalen Teile aber sind grün gefärbt. Die rote Färbung der mittleren Zone rührt von rotem Zellsaft in den subepidermalen Zellen her. Es bildet sich in den Knospenschuppen ein Periderm, das aus dem ersten subepidermalen Zellager hervorgeht und dessen lebende Zellen ebenfalls roten Zellsaft enthalten. Nur fand ich die Phellogenschicht gewöhnlich farblos. Ebenso lokalisiert fand ich den roten Zellsaft in den Zweigen. Auch hier sind es Peridermzellen, die Anthocyanin führen. (8. 4. 1925, Tooma, Vägeva.) — Junge Blätter enthalten ebenfalls Anthocyanin, jedoch scheinen sie nie besonders reich an diesem Pigment zu sein. Der Farbstoff tritt sowohl in den Epidermiszellen als in den Zellen des Mesophylls auf. Bei grösseren

1) Ascherson u. Graebner, Flora d. Nordostdeutsch. Flachlandes, Berlin 1898—99, p. 244.

2) Gertz, O., „Studier“, p. 92.

Blättern ist oft nur der Blattrand gefärbt, während bei jüngeren Blättern die apikale Hälfte der Blattunterseite rötlich ist. (23. 6. 1924, Kuralas, Saaremaa.) — Im Sommer sind die Blätter grün gefärbt. Sie erwiesen sich in allen Teilen der Lamina und des Blattstieles als vollkommen frei von roten Pigmenten. — Herbstblätter konnte ich leider nicht untersuchen.

Juglandaceae.

60. *Juglans mandshurica* Maxim.

Die Niederblätter mit der rudimentären Blattspreite sind von eigenartigen Emergenzen bedeckt, die auf mehrzelliger Unterlage ein Büschel gewundener zugespitzter mehrzelliger Haare mit bräunlichem Inhalt führen. Diese Blättchen gelangen nicht zu weiterer Entwicklung und werden Mitte Mai abgeworfen. Gewöhnlich sind sie gänzlich anthocyaninfrei. (2. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die ihnen folgenden Blättchen entwickeln sich zu Übergangsblättern und Laubblättern. Diese sind dicht mit bräunlicher sammetartiger Haardecke bedeckt, durch die die rötliche Färbung der Blattlamina durchschimmert. Am stärksten ist diese Rötung an der Blattbasis und in den Nebenblättern. Anthocyanin befindet sich hier in den Zellen der Drüsenhaare, den Epidermiszellen und den peripheren subepidermalen Zellen. (7. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die 1—2 ersten Übergangsblätter mit reduzierter aber deutlicher Blattspreite, wie auch die folgenden Blätter, enthalten Anthocyanin in der gekrausten Blattspreite. Die Nervatur befindet sich in den Falten und ist gewöhnlich grün. Anthocyanin enthalten die Epidermiszellen und die subepidermalen Zellagen. (12. 5. 1925.) — Junge Blätter, deren Fiedern ca 5—7 cm lang sind, sind auf der Blattoberseite mehr oder minder rötlichbraun gefärbt; auch die Blattunterseite enthält etwas Pigment. Dagegen sind die Nervatur und der Blattrand grösstenteils grün, die Rhachis und der Blattstiel aber auf der oberen Seite braun gefärbt. In der Blattspreite ist die Epidermis farblos, die peripheren Zellschichten des Mesophylls enthalten verhältnismässig reichlich Anthocyanin. Auch die Rhachis und der Blattstiel führen roten Zellsaft in den Kollenchymzellen und peripheren Parenchymzellen. Diesen Blättern folgen solche, bei denen nur die apikalen jungen Fiedern Anthocyanin führen, und zuletzt auch vollkommen ent-

wickelte grüne Blätter, die in allen Teilen vollständig frei von rotem Pigment sind. (16. 6. 1925.) — Die Herbstblätter hatten sich bei dem beobachteten Exemplar am 12. 9. 1925 gebildet, jedoch war noch ca die Hälfte des Laubes grün. Die grossen Fiederblätter sind intensiv gelb gefärbt und erweisen sich als vollständig frei von Anthocyanin und Hämatokarotinoiden. Diese fehlen nicht nur in der Spreite der Fiedern, sondern auch in der Rhachis und dem Blattstiel. Nur in den basalen Teilen des Blattstieles sind subepidermal lokalisierte anthocyaninführende Zellen vorhanden. Die gelbe Färbung rührt her von ca 2,5—3 μ messenden Xanthoplasten und gelben Öltropfen, die sich aus diesen gebildet haben. (12. 9. 1925.) — Da bei dieser Art nie rote Herbstblätter beobachtet worden sind, so liegt hier die Pigmentkombination A [1(1)0] vor.

Auch andere *Juglans*-Arten führen in den jungen Blättern oft reichlich Anthocyanin, wie dies unter and. aus Beobachtungen von Gertz¹⁾ zu ersehen ist (*J. macrocarpa*, *nigra* und *regia*). Da andere Autoren (Treviranus, Wiesner, Wheldale Onslow u. a.) die Herbstfärbung ausnahmslos als gelb bezeichnen (so Wheldale Onslow für *Juglans regia*), so ist nicht zu bezweifeln, dass die *Juglans*-Arten sich oft wie A [1(1)0] verhalten.

61. *Pterocarya caucasica* C. A. Mey.

Im Frühling führen die Blätter dieser Pflanze roten Zellsaft, jedoch versäumte ich mir die Lokalisation der farbstoffführenden Zellen zu notieren. — Im Sommer fand ich die Blätter des von mir untersuchten Exemplars im Bot. Garten in Tartu tiefgrün gefärbt. Die Fiederblättchen enthielten in den Mesophyllzellen ca 6—8 μ messende rundliche Chloroplasten; der Zellsaft aller Zellen war farblos. Die Rhachis in ihrer unteren Hälfte, sowie der Blattstiel waren mehr oder weniger rötlichbraun gefärbt. Anthocyanin führten hier die Epidermiszellen, wobei die Farbstoffkonzentration hier hoch sein dürfte. Auch die Parenchymzellen unter der Epidermis führten rötlichen Zellsaft. — Im Herbst werden die Blätter teilweise gelb, grösstenteils aber nach den ersten Nachtfrösten grün abgeworfen. Die gelben Blätter führen in den Mesophyllzellen ca 3 μ messende Xanthoplasten; zum Teil sind diese bereits zerstört, und man beobachtet in den

1) Gertz, O., „Studier“, p. 94, 95.

Zellen gelbe Öltropfen. Der Blattstiel führt sichtbar geringere Mengen von rotem Pigment, als der Petiolus der grünen Blätter. Der rote Zellsaft befindet sich auch hier sowohl in den Epidermiszellen als in dem subepidermalen Gewebe, jedoch ist die Konzentration der roten Pigmente immer viel geringer, als in dem grünen Blatte. Da in den Herbstblättern nie eine Vergrösserung des Anthocyaningehaltes stattfindet und rote Herbstblätter nie beobachtet worden sind, so begegnen wir bei dieser Pflanze derselben Pigmentkombination, wie bei den *Juglans*-Arten.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

Betulaceae.

62. *Corylus avellana* L.

Die Knospenschuppen sind auf der morphologischen Unterseite verhältnismässig intensiv braunrot; wo der basale Teil einer inneren Knospenschuppe von einer äusseren bedeckt ist, ist derselbe immer rein grün gefärbt, — also ist hier die Anthocyaninbildung von Lichtwirkung streng abhängig. Die Querschnitte durch eine gerötete Knospenschuppe zeigen folgendes: die Epidermiszellen enthalten intensiv rot gefärbten Zellsaft, ebensolchen Zellsaft führen die ihnen anliegenden äusseren Schichten des Innengewebes. (18. 2. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospenschuppen sind bräunlichgrün, nur ihre apikalen Teile erscheinen auch jetzt braunrot. Die Lokalisation des Pigments in den apikalen Teilen ist dieselbe. (27. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospenschuppen haben eine grüne Färbung angenommen, nur in dem apikalen Teil sind sie noch rötlich und führen hier Anthocyanin. (12. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Viele Laubblätter haben ihre endgültige Grösse erreicht, und erst jetzt lösen sich die Knospenschuppen durch eine Abtrennungsschicht ab. Sie sind gelblichweiss gefärbt, am Rande sind die bereits abgestorbenen Teile nicht selten braun. Obwohl ich bei mehreren Bäumen eine grössere Anzahl der abfallenden Knospenschuppen untersuchte, fand ich in diesen nie die roten Zellsaftpigmente. — Die Knospenschuppen verhalten sich wie A [1(1)0].

Die jungen, noch gefalteten, Laubblätter enthalten reichlich Anthocyanin in den besonders exponierten Teilen der Aussenfläche der Blätter, die rotbraun erscheinen. Nachher, wenn die

Blattspreite einige cm lang geworden ist und sich einigermaßen ausgebreitet hat, ist die Blattoberseite immer noch mehr oder weniger braunrot. In der Blattlamina befindet sich Anthocyanin in den Epidermiszellen. Auch die Drüsenhaare der Spreite und des Blattstieles führen roten Zellsaft sowohl in den Stiel- wie in den Kopfszellen. Die Blattstiele, die ebenfalls rötlich gefärbt sind, führen Anthocyanin besonders reichlich in den Epidermiszellen, jedoch auch die subepidermalen Zellen enthalten roten Zellsaft. (5. 5. 1925, unweit Tartu.) — Die Lamina der ausgewachsenen Blätter ist grün gefärbt und erwies sich bei mikroskopischer Untersuchung als anthocyaninfrei. Nur die Drüsenhaare (besonders auf der Mittelrippe der Blattunterseite) führen Anthocyanin. (29. 5. 1925, unweit Tartu.) — Die jungen Blätter enthalten immer noch Anthocyanin und sind mehr oder weniger rötlich gefärbt. (16. 6. 1923, Petseri.) — Auch Mitte Juli untersuchte Exemplare wiesen dieselben Verhältnisse auf. Die erwachsenen Blätter waren anthocyaninfrei, nur ihr Blattstiel enthielt in der schon beschriebenen Lokalisation roten Zellsaft; die jungen Blätter waren auch jetzt noch oft stark pigmentiert und führten Anthocyanin besonders reichlich in den Epidermiszellen der Blattoberseite, zum Teil auch in den Epidermiszellen der Unterseite, aber auch Mesophyllzellen enthielten stellenweise Anthocyanin. (11. 7. 1925, Insel Kassar, Hiiumaa.) — Die Herbstblätter sind in der Regel gelb gefärbt. Der Abbau des Chlorophylls beginnt am Blattrande und an der Blattspitze und schreitet von hier aus in zentri- und basipetaler Richtung fort. Am längsten grün sind die Teile der Spreite in der Nähe der grösseren Blattnerven. Die Spreite der gelben Blätter ist vollkommen frei von rotem Zellsaft und führt nicht gerade intensiv gefärbte gelbe Xanthoplasten, deren Grösse ca 2—3 μ beträgt. Auch den Blattstiel fand ich bei den gelben Blättern anthocyaninfrei. In Fällen, wo blass rosafarbiger Zellsaft dennoch vorhanden war, befand er sich nur in den inneren Parenchymzellen. Also ist eine starke Abnahme des Anthocyaningehaltes während der Vegetationsperiode auch für den Blattstiel gültig. Es ist schon erwähnt worden, dass während der ganzen Vegetationsperiode anthocyaninführende Blätter sich vorfinden. In Fällen, wo diese, bevor sie ihre definitive Grösse erreicht haben und grün geworden sind, der Herbstverfärbung unterliegen, bilden sie anthocyaninführende Herbstblätter. Bei Untersuchung solcher Blätter fand

ich roten Zellsaft in den Palissadenzellen¹⁾. (25. 9. 1925.) — Dass hier eine herbstliche Anthocyaninbildung nie auftritt und die ausgewachsenen Herbstblätter immer gelb gefärbt sind, habe ich durch zahlreiche Beobachtungen festgestellt. (10—12. 10. 1925, Tapa, Rakvere, Kunda.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

63. *Corylus avellana* L. var. *atropurpurea*.

Ein Exemplar dieser Pflanze beobachtete ich im Bot. Gart. in Tartu. Die Knospenschuppen fand ich Ende Mai noch intensiv braunrot bis gelblichrot. Letztere lösten sich bei Berührung ab. Anthocyanin führen die Schuppen in den Epidermiszellen, und zwar in besonders grosser Konzentration auf ihrer morphologischen Unterseite. Die Mesophyllzellen enthielten farblosen Zellsaft. (28. 5. 1925.) Die Knospenschuppen unterschieden sich von der typischen grünen Form von *C. avellana* durch ihre permanentrote Farbe und verhalten sich wie A [111].

Blätter, die Ende Mai untersucht wurden, waren auf der Blattoberseite bräunlich-violettrot gefärbt, die Unterseite der Blätter besass eine mehr violettrote Färbung. In der Blattspreite befindet sich Anthocyanin ausschliesslich in den Epidermiszellen. Die obere Epidermis, die Spaltöffnungen nicht besitzt, führt den roten Zellsaft ganz kontinuierlich. Die untere Epidermis unterscheidet sich nur dadurch, dass hier die Schliesszellen der Stomata farblosen Zellsaft führen. Der Blattstiel ist mit gewöhnlichen Haaren besetzt, ausserdem besitzt er aber noch Drüsenhaare und Drüsenzotten, wobei die beiden letzteren in ihren Zellen Anthocyanin führen. Der Blattstiel führt Anthocyanin hauptsächlich in den Zellen der Epidermis, jedoch auch die peripheren Kollenchymzellen enthalten roten Zellsaft.

Während des Sommers nahm die Färbung allmählich an Intensität ab, und zuletzt war der grüne Farbton sehr deutlich, besonders auf der Blattoberseite. Die Blattunterseite und der Blattstiel sind auch jetzt (21. 10. 1925) verhältnismässig intensiv violettrot gefärbt. Die Lokalisation des Anthocyanins in der Blattlamina fand ich unverändert. Typische Herbstblätter habe ich nicht beobachtet, da die Blätter durch Nachtfröste stark geschädigt wurden. Teils vertrockneten sie am Baum, teils

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 96.

bildeten sich Abtrennungsschichten und die chlorophyllreichen Blätter lösten sich ab.

Beob. P.-Komb.: + A [111]

64. *Betula verrucosa* Ehrh.

Die Knospen fand ich schon Ende September verhältnismässig stark bräunlich gefärbt. Diese Färbung nimmt im Spätherbst an Intensität zu, und im Winter findet man in den Knospenschuppen, sofern sie nicht abgestorben sind, Anthocyanin in den Kollenchymzellen, die der unteren (äusseren) Epidermis anliegen, die Epidermiszellen dagegen führen gewöhnlich farblosen Zellsaft. (22. 3. 1925, Tartu.) — Mitte Mai werden die Knospenschuppen abgeworfen. Sie enthalten in den subepidermalen lebenden Zellen roten Zellsaft. (14. 5. 1925, Elva.) — Die Knospenschuppen verhalten sich also wie A [111].

Die jungen Blätter dieser Pflanze sind oft durch nicht geringen Anthocyaningehalt ausgezeichnet. Der rote Zellsaft tritt bei ihnen besonders reichlich in der apikalen Blatthälfte, und zwar auf der unteren Seite, auf. Das Anthocyanin ist im Zellsafte der Epidermiszellen und der peripheren Mesophyllzellen gelöst. (27. 4. 1925, Tartu.) — Auf Torfboden wachsende junge Exemplare wiesen besonders intensive Rotfärbung der jungen Blätter auf. Am stärksten gerötet war die Blattoberseite in der Umgebung der Nervatur. Die Epidermiszellen führen besonders reichlich Anthocyanin, der Zellsaft erscheint in ihnen oft schön karminrot; periphere subepidermale Zellschichten enthalten sowohl auf der Blattoberseite wie auf der Unterseite rosaroten Zellsaft. Der Blattstiel enthält Anthocyanin hauptsächlich subepidermal (jedoch auch Epidermiszellen führen oft roten Zellsaft) in den Parenchymzellen. (14. 5. 1925, Elva; 18. 5. 1923, Irboska.) — Die Blätter haben ihre definitive Grösse erreicht, ihre Spreite ist vollkommen frei von rotem Pigment, der Blattstiel dagegen ist bräunlichrot und führt reichlich (besonders in seinem basalen Teil) Anthocyanin in den Kollenchym- und Parenchymzellen unter der farblosen Epidermis. (22. 5. 1925, Tartu.) — Herbstblätter fand ich bei dieser Art stets gelb gefärbt. Diese Färbung ist gewöhnlich intensiver als bei anderen Pflanzen, was dadurch verursacht wird, dass die Blätter sehr reich an Chloroplasten sind und dementsprechend auch sehr viel Xanthoplasten gebildet werden. Die Xanthoplasten messen 2—3 μ und sind nicht

selten in den Zellen in gelben Massen vereinigt. Die Blattspreite führt in allen Zellen farblosen Zellsaft. Der Blattstiel ist gewöhnlich rötlich gefärbt, besonders auf der oberen Seite und in seinem basalen Teil, jedoch auch hier ist der Anthocyaningehalt unzweifelhaft geringer, als in dem grünen Blatte. Lokalisation des roten Zellsaftes: die Epidermis ist farblos, gewöhnlich ebenso die ihr folgenden Kollenchymschichten; die tieferliegenden äusseren Parenchymzellschichten enthalten den Farbstoff. (25. 9. 1925, Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

65. *Betula humilis* Schrk.

Pigmentlokalisation in den Knospenschuppen ist mir unbekannt. Die jungen Blätter sind oft bräunlich gefärbt, wobei die Blattspreite und der Mittelnerv auf der Blattunterseite, ebenso der Blattstiel, mehr oder weniger rotfarbig sind. In der Blattspreite sind die Epidermiszellen farblos, das Palissadenparenchym führt ganz kontinuierlich intensiv violettrot gefärbten Zellsaft in der äusseren Schicht; in der inneren ist das rote Gewebe zum Teil unterbrochen. Auch das Schwammparenchym führt in den Zellschichten, die an die untere Epidermis angrenzen, roten Zellsaft. (31. 5. 1923, Tähtvere, unweit Tartu.) — Bei den im Juli untersuchten Exemplaren war die Blattspreite vollkommen anthocyaninfrei, auch der Blattrand und die Umgebung der Leitbündel enthielten keine Zellen mit rotem Zellsaft. Der Blattstiel dagegen war rötlich gefärbt, besonders in seiner basalen Hälfte; zuweilen erstreckte sich diese Färbung auch auf die basalen Teile des Mittelnerves. Lokalisation des roten Zellsaftes — wie in den jungen Blättern. (10. 6. 1925, Tähtvere.) — Es haben sich zahlreiche Herbstblätter gebildet, die rot gefärbt sind, jedoch nicht selten sind auch rein gelbe Blätter zu finden, wobei diese Färbung auch bei gut belichteten Pflanzen auftreten kann. Bei Vergleichung der verschieden stark geröteten Blätter ist es deutlich zu sehen, dass die Bildung des roten Zellsaftes am Blattrande und dem Blattapex beginnt und von dort aus basipetal fortschreitet. Da die Blätter den stärkeren Sekundärnerven parallel etwas gefaltet sind, so wechseln gewöhnlich die gewölbten anthocyaninführenden Teile der Blattspreite mit grünen anthocyaninfreien. Wenn nachher die Chloroplasten sich in Xanthoplasten umgewandelt haben, entstehen rotgestreifte, zum

Teil gelbe Herbstblätter, die für diese Pflanzenart charakteristisch erscheinen. Die feinere Nervatur ist hier ebenso wie bei den jungen Blättern anthocyaninfrei, und deshalb erscheint dieselbe bei Betrachtung des Blattes unter einer Lupe als gelbes Netzwerk auf rotem Grunde. Anthocyanin befindet sich in der Blattspreite gelöst im Zellsaft der Palissadenzellen; das Schwammparenchym ist gewöhnlich farblos, nie fand ich roten Zellsaft in den Epidermiszellen. Der Blattstiel führt farblosen Zellsaft in den Epidermis- und Kollenchymzellen, das tieferliegende parenchymatische Gewebe dagegen enthält Anthocyanin. In den Zellen des Assimilationsgewebes, also besonders in der Blattspreite, haben sich intensiv gelbe Xanthoplasten gebildet, die ca 2—3 μ messen. Bei den gelben Herbstblättern, die viel öfter auftreten als die roten, ist die Blattspreite anthocyaninfrei; der Blattstiel führt roten Zellsaft in derselben Lokalisation, wie bei den roten Blättern. (25. 8. 1925, 10. 9. 1923, Tooma, Vägeva.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

66. *Betula nana* L.

Die Knospenschuppen führen Anthocyanin in den subepidermalen Zellschichten auf der morphologischen Unterseite dieser Gebilde. Ende September fand ich eine solche Pigmentlokalisierung nur in den inneren Knospenschuppen, während die äusseren bräunliche postmortale Färbung aufwiesen. (25. 9. 1925, Vägeva.)

Die jungen Blätter sind besonders auf der Blattunterseite (diese Blattfläche ist anfangs am besten belichtet!) in der apikalen Blatthälfte bräunlichrot gefärbt, während die mehr beschattete basale Hälfte der Spreite gewöhnlich grün ist. Lokalisation des Pigments in der Blattspreite: die Epidermiszellen der Blattunterseite führen Anthocyanin, doch ist hier die Färbung nur schwach rosa; die ihnen folgenden Schwammparenchymzellen enthalten roten Zellsaft; die an das Palissadenparenchym angrenzenden Teile des Schwammparenchyms, die Palissadenzellen und die Zellen der oberen Epidermis führen farblosen Zellsaft. Die basalen Teile der Blattspreite und der Blattstiel sind noch von den Knospenschuppen verdeckt und erscheinen grün gefärbt. Anthocyanin enthalten diese Blatteile nicht. (7. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Ende Mai fand ich die Knospenschuppen und die Nebenblätter vertrocknet und gebräunt. Die Blätter haben ihre definitive Grösse erreicht; ihre Spreite ist dunkel-

grün auf der oberen, hellgrün auf der unteren Blattfläche, zuweilen ist nur der Blattrand etwas anthocyaninführend. Der Blattstiel ist fast stets rötlich gefärbt und führt Anthocyanin besonders in dem mehrschichtigen peripheren Kollenchymmantel — teils auch in den tieferliegenden Parenchymzellen, nie jedoch in den Epidermiszellen. (24. 5. 1925, Tooma, Vägeva.)

Herbstblätter, die mehr oder minder anthocyaninhaltig sind, besitzen die intensivste Rotfärbung am Blattrande, während die basalen Teile der Spreite sehr oft gelb gefärbt sind. Die Anthocyaninbildung beginnt im grünen Blatte, und zwar am Blattrande und an der Blattspitze. Gleichzeitig mit der Anthocyaninbildung findet Chlorophyllabbau statt, und so kommt es, dass oft dieser letztere Prozess schon abgeschlossen ist, das Blatt sich ablöst, die Anthocyaninmenge aber ihren Grenzwert noch nicht erreicht hat. Anthocyanin befindet sich in der Blattspreite besonders in den Zellen des Palissadengewebes; der Zellsaft ist hier violettrot gefärbt. Das Schwammparenchym ist gewöhnlich anthocyaninfrei. Nie fand ich Anthocyanin in den Epidermiszellen. In den Mesophyllzellen befinden sich winzige Xanthoplasten, die jedoch zum Teil schon zerstört sind — es haben sich gelbe Öltropfen gebildet. In dem Blattstiel befindet sich der rote Zellsaft ebenfalls subepidermal lokalisiert, und zwar in den Kollenchymzellen und dem ihnen folgenden Parenchym. (25. 9. 1925, Tooma, Vägeva.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

67. *Alnus incana* (L.) DC.

Die Knospenschuppen sind im Winter dunkel braunrot gefärbt. Querschnitte zeigen, dass Anthocyanin hier gelöst im Zellsaft der Epidermiszellen und der Zellen des Innengewebes in der Nähe der Epidermis auftritt, während die zentralen Teile des Innengewebes farblos sind. Besonders gross ist der Anthocyaningehalt auf der morphologischen Unterseite der Schuppen. (8. 2. 1925, unw. Tartu.) — Die Knospenschuppen sind im Abfallen begriffen. Wegen Chlorophyllabbau ist ihre Färbung heller geworden, das Rot des Anthocyanins tritt viel deutlicher hervor als im Winter. Zum Teil sind die Knospenschuppen abgestorben, wo aber das Gewebe noch turgeszent ist, fand ich stets Anthocyanin in der schon beschriebenen Lokalisation. (5. 5. 1925, unweit Tartu.) — Die Mehrzahl, oder auch alle Knospenschuppen

sind bei den Bäumen vertrocknet und bräunlichrot gefärbt, nur stellenweise sind ihre basalen Teile und die Randpartien gelblich. Anthocyanin findet sich in den Epidermiszellen der morphologischen Unterseite, in besonders hoher Konzentration aber in den unter ihnen liegenden 1—2 Parenchymschichten. Auch die morphologische Oberseite der Schuppen führt roten Zellsaft, jedoch in viel geringerer Ausdehnung. Die Chloroplasten in den Mesophyllzellen sind desorganisiert und gelblichgrün. Die Knospenschuppen fallen als rote anthocyaninführende vertrocknete Blättchen ab; sie verhalten sich also wie A [111]. (14. 5. 1925, Elva.)

Die jungen Blätter enthalten schon in ihren Anlagen, in den Knospen, mehr oder weniger reichlich Anthocyanin in den peripheren Zellschichten auf der Blattunterseite, und zwar in der stark hervortretenden Nervatur. Die jungen Laubblätter, die sich von der Decke der Knospenschuppen bereits befreit haben, sind den Seitennerven erster Ordnung parallel stark gefaltet und fast nur auf den freiliegenden Teilen bräunlich gefärbt, während die in den Falten verborgenen Teile grün sind. Anthocyanin führen Epidermis- und Palissadenzellen; die Farbstoffkonzentration in den Epidermiszellen ist gering. Der Blattstiel ist ebenfalls bräunlichrot und enthält Anthocyanin in den Epidermiszellen und in den peripheren Parenchymzellen. (18. 5. 1923, Irboska; 5. 5. 1925, unv. Tartu.) — Ausser den schon beschriebenen Blättern sind solche vorhanden, deren Spreite fast faltenlos ist, wobei sich nun auch in deren ursprünglich grünen Teilen roter Zellsaft gebildet hat. Die Epidermiszellen fand ich farblos; die Palissadenzellen führen rosaroten Zellsaft, ebenso die der unteren farblosen Epidermis anliegenden Zellen des Schwammparenchyms. Im rotgefärbten Blattstiel fand ich Anthocyanin subepidermal lokalisiert. (17. 5. 1925, unweit Tartu.) — Die entwickelten Blätter sind grün und entbehren der roten Pigmente in der Blattlamina vollständig. Dagegen ist der Blattstiel auch bei derartigen Blättern bräunlichrot gefärbt und führt roten Zellsaft in den peripheren subepidermalen Kollenchym- und Parenchymzellen. (2. 6. 1925, Petseri.) — Noch Mitte September fand ich die Blätter, die im Wachsen begriffen sind, auf der Oberseite bräunlichrot gestreift. Anthocyanin befindet sich in besonders hoher Konzentration in den Palissadenzellen; auch die Epidermiszellen führen oft roten Zellsaft. (12. 9. 1925,

unweit Tartu.) — Dagegen waren im Oktober auch die jungen Blätter in ihrer Spreite anthocyaninfrei. Nur die Blattstiele waren fast bei allen Blättern mehr oder weniger rotfarbig. Jedoch auch hier nimmt der Anthocyaningehalt sehr deutlich ab, und zuletzt, wenn die Blattspreiten grösstenteils vertrocknet sind, findet man in den Blattstielen nur wenige anthocyaninführende Zellen. Die Blätter sterben noch an der Pflanze ab; sie erhalten eine dunkle postmortale Färbung, zum Teil werden sie auch grün abgeworfen. (6. 10. 1925, unweit Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A{1(1)0}

(67 a) *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.

Die Laubblätter verhalten sich, nach den vorhandenen Beobachtungen zu urteilen, ebenso wie bei *A. incana*¹⁾.

Fagaceae.

68. *Fagus sylvatica* L.

Die Knospenschuppen fand ich im März schon abgestorben und braun gefärbt. Die untersten Laubblätter besitzen bei Laubentfaltung bräunliche Nebenblätter, die sich von den Knospenschuppen dadurch unterscheiden, dass sie viel zarter gebaut und auch viel länger sind. Von den folgenden Laubblättern führen einige ebensolche Nebenblätter, dann folgen Blätter, deren Nebenblätter 3 cm und mehr lang sind und bei denen nur der apikale Teil abgestorben und braun, der basale Teil aber rotfarbig ist, zuletzt kommen Blätter, deren Nebenblätter in ihrer gesamten Grösse rotgefärbt sind. Sie führen roten Zellsaft in den Epidermiszellen und teils auch im Innengewebe. (12. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Ende Mai waren die Nebenblätter vertrocknet, zum Teil fand ich sie intensiv rot gefärbt. Lokalisation des roten Zellsaftpigments — wie oben beschrieben. (28. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Die jungen Blätter sind nicht selten etwas rötlich, jedoch fand ich stets nur geringen Anthocyaningehalt²⁾. Bei aufmerksamer Untersuchung der jungen Blätter gleich nach Laubausbruch findet man in ihren apikalen Teilen die Rand-

1) Angaben über Anthoc. in jungen Blättern: Gertz, O., „Studier“, p. 98.

2) Ebensolches Verhalten von *F. sylvatica* beobachtete Gertz („Studier“, p. 99).

partien der Lamina rötlich gefärbt. Anthocyanin befindet sich in den Epidermiszellen und zum Teil auch in den Mesophyllzellen. Der Blattstiel enthält roten Zellsaft in den Parenchymzellen und bildet um die Gefässbündel einen roten Mantel. (12. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die erwachsenen Blätter sind dunkelgrün gefärbt und vollständig anthocyaninfrei in ihrer Spreite. Der Blattstiel enthält Anthocyanin in schon beschriebener Lokalisation. (28. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die ersten Herbstblätter waren bereits Mitte Oktober vorhanden, jedoch ausschliesslich gelbes Herbstlaub trugen die von mir beobachteten zwei Bäume erst ca zwei Wochen später. Die Blattspreite fand ich intensiv gelb gefärbt; sie erwies sich als vollkommen anthocyaninfrei. Die Färbung rührt von gut erhaltenen, ca $2,5 \mu$ messenden, intensiv gelben Xanthoplasten her. Nur die Chloroplasten der Schliesszellen haben ihre grüne Färbung beibehalten. Der basale Teil der Mittelrippe erscheint in den gelben Herbstblättern zuweilen etwas rötlich. Anthocyanin findet sich hier in den subepidermalen Parenchymzellen. Der Blattstiel ist grösstenteils etwas anthocyaninführend, obschon oft auch gelbe Blattstiele auftreten. Jedoch auch im ersteren Fall ist der Pigmentgehalt im Petiolus im Herbst geringer als im Sommer. Die anthocyaninführenden Zellen bilden einen rosafarbenen Ring um die Gefässbündel. (15. 10. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [(1)(1)0]

69. *Fagus silvatica* L. var. *atropurpurea*.

Diese Pflanze wurde Ende Mai untersucht. In den braunroten Blattspreiten fand ich Anthocyanin in den Epidermiszellen der Blattober- und Unterseite mit Ausnahme der Schliesszellen, die farblosen Zellsaft enthielten. Auch die Zellen des Palissadengewebes führten reichlich Anthocyanin, wobei sich gewöhnlich zwei grosse, mit gefärbtem Zellsaft angefüllte Vakuolen in jeder Zelle befanden. Das Schwammparenchym führt ebenfalls in den Schichten in der Nähe der unteren Blattepidermis roten Zellsaft. Ein Querschnitt durch den Mittelnerv zeigt, dass auch hier die Epidermiszellen sowohl auf der Ober- wie auf der Unterseite roten Zellsaft enthalten, ebenso die subepidermalen Kollenchymzellen und die Zellen in der Umgebung der Leitbündel. Auch die Markstrahlzellen führen oft Anthocyanin. Die Blattstiele sind ebenfalls rot gefärbt, besonders intensiv in ihrem basalen Teile. Die

Epidermis fand ich hier farblos oder auch anthocyaninführend, die peripheren subepidermalen Zellen enthalten roten Zellsaft, ebenso die Zellen in der Umgebung der Leitstränge. (28. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Ende Oktober war nicht zu bezweifeln, dass der Anthocyaningehalt sich im allgemeinen vermindert hatte, jedoch waren fast alle Blätter mehr oder weniger intensiv rot, besonders am Blattrande und an den Blattrippen. Der Blattstiel schien ebenso intensiv gefärbt zu sein, wie im Mai. Die Lokalisation des Pigments fand ich unverändert. Die Spreiten dagegen führten Anthocyanin epidermal lokalisiert, wobei nur die subepidermalen Kollenchymzellen (Mittelrippe!) gleichsam Anthocyanin führten. — Die Herbstblätter enthalten Anthocyanin in den Epidermiszellen und auch in subepidermalen Zellen. Ihre Rotfärbung ist nicht besonders intensiv, so dass es sicher ist, dass hier eine Vermehrung des Anthocyaningehaltes im Herbst nicht stattfindet. (20. 10. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: + A [111]

70. *Quercus pedunculata* Ehrh.

Die Knospenschuppen und Nebenblätter führen anfangs Anthocyanin, nachher vertrocknen sie und sind braun gefärbt. Die Knospen, die ich im Februar untersuchte, besaßen ausschliesslich derartige abgestorbene Knospenschuppen. Die Nebenblätter sind bei jungen Blättern ebenfalls braun, oder aber sie sind nur in den apikalen Teilen so gefärbt, der übrige Teil aber erscheint wegen des Anthocyaningehalts rot. Die höherstehenden jüngeren Blätter besitzen Nebenblätter, die an ihrer gesamten Fläche mehr oder minder intensiv rotfarbig sind. Der rote Zellsaft tritt hier besonders reichlich in den Epidermiszellen auf, doch auch in subepidermalen Zellen fand ich Anthocyanin. (12. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die jungen Blätter sind anfangs rötlichbraun gefärbt, und zwar die gesamte Blattspreite mit Ausnahme der Nervatur, die grün erscheint. Die Epidermiszellen führen einen karminroten Zellsaft, ebenso enthalten die Zellen des Palissadenparenchyms Anthocyanin. (12. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Blätter, die ihre definitive Grösse erreicht hatten, fand ich vollkommen grün gefärbt. Nicht nur die Lamina, sondern auch die Blattstiele erwiesen sich als anthocyaninfrei. (28. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die jungen Blätter führen auch nachher, wenn die erwachsenen Blätter grün gewor-

den sind, Anthocyanin. Hierbei findet man oft bei den jungen Blättern subepidermale Lokalisation des Pigments, und zwar führen die Palissadenzellen den roten Zellsaft, wobei in diesen gewöhnlich zwei polständige Vakuolen zu beobachten sind. Das Schwammparenchym führt Anthocyanin in den Schichten, die an die untere Epidermis angrenzen. Auch der Blattstiel ist bei derartigen Blättern intensiv braunrot gefärbt und führt roten Zellsaft, sowohl in den Epidermiszellen, wie in den Zellen unmittelbar unter diesen. (2. 6. 1924, Saaremaa; 2. 6. 1925, Waschina Gora.) — Ebensolche vollständig pigmentfreie erwachsene und anthocyaninführende junge Blätter fand ich auch im Juli. Die Pigmentlokalisierung war dabei dieselbe, wie bei den im Juni untersuchten Exemplaren. (7. 7. 1925, Insel Kassar, Hiiumaa.) Die Herbstblätter sind bei *Q. pedunculata* stets gelb gefärbt, nachher nehmen sie eine bräunliche postmortale Färbung an. Die gelbe Färbung tritt zuerst am Blattrande und an der Blattspitze auf und schreitet basipetal fort. Die Blatteile um die stärkeren Blattnerven bleiben am längsten grün. Die gelbe Färbung rührt von schön gelben Xanthoplasten her, deren Grösse gewöhnlich ca 2,5 μ beträgt. Auch die Blattstiele erwiesen sich fast ausnahmslos als anthocyaninfrei. (3. 10. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

70 a. *Quercus rubra* L.

Nach den Angaben von Gertz führt diese Art reichlich Anthocyanin in ihren jungen Blättern, und zwar in den einzelligen Haaren, die die Blattspreite bedecken. Die Herbstblätter enthalten roten Zellsaft in den Mesophyllzellen ¹⁾.

Ulmaceae.

71. *Ulmus montana* With.

Die äusseren Knospenschuppen sind bräunlich gefärbt und abgestorben. Ihre Zellwände (anfangs nur die Mittellamellen) haben braune Färbung angenommen. Anthocyanin konnte ich in ihnen nicht nachweisen. (2. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — In den Teilen, wo die Knospenschuppen aus lebenden Zellen

1) Gertz, O., „Studier“, p. 105.

bestehen, führen sie sehr oft Anthocyanin. In ihnen fand ich dieselbe Pigmentlokalisation wie in den Nebenblättern. Diese weisen oft intensive Rotfärbung auf und enthalten Anthocyanin in anscheinend hoher Konzentration in den Epidermiszellen und zum Teil auch in den subepidermalen Zellen. (7. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospenschuppen und Nebenblätter sind fast chlorophyllfrei, sie erscheinen rot oder stellenweise auch gelblich. Sie befinden sich grösstenteils in vertrocknetem Zustande an den Zweigen und haben ihren Anthocyaningehalt beibehalten. (12. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) Aus diesen Beobachtungen folgt, dass die Knospenschuppen sich wie A [111] verhalten.

Die jungen Blätter sind im Frühling bräunlich gefärbt, und zwar, weil die Blattspreite gefaltet ist, nicht kontinuierlich, sondern auf der Aussenfläche der Falten. Anthocyanin führen die Epidermiszellen. Besonders in der Umgebung der grösseren Leitstränge führen auch subepidermale Zellen roten Zellsaft. (7. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Blätter, die ihr Wachstum abgeschlossen hatten, fand ich grün gefärbt, wobei sich die Blattspreite auch bei mikroskopischer Untersuchung in allen Teilen als anthocyaninfrei erwies. Die Blattstiele verhielten sich teils ebenso, in manchen Fällen fand ich jedoch in ihnen Anthocyanin in den Epidermiszellen und den peripheren Kollenchymschichten. (29. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Herbstblätter sind ganz ausnahmslos gelb. Sie besitzen eine verhältnismässig intensive Farbe, besonders auf der Blattoberseite. Die kurzen Blattstiele sind ebenfalls gelb bis grünlich-gelb. Sowohl Blattspreite wie Blattstiel erwiesen sich stets als anthocyaninfrei. Die gelbe Färbung rührt von 2—3 μ messenden Xanthoplasten her, die in den Zellen nicht selten grössere Ansammlungen bilden²⁾. (12. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

Moraceae.

72. *Morus alba* L.

Die jungen Blätter sind beim Laubausbruch etwas rötlich gefärbt. Die Lokalisation des Pigments fand ich subepidermal.

1) Gertz, O., „Studier“, p. 105.

2) Vergl. auch Gertz, O., „Studier“, p. 107.

Die Blätter, die ihre definitive Grösse erreicht haben, sind tiefgrün gefärbt und sowohl in der Spreite als in dem Blattstiel vollkommen anthocyaninfrei. Die als Wassergewebe ausgebildete Epidermis ist farblos, das ihr folgende Palissaden- und Schwammparenchym führen Chloroplasten, deren Grösse ca 4—6 μ beträgt. Die Herbstblätter fand ich konstant gelb gefärbt. Sie entbehren der roten Pigmente sowohl in der Blattlamina als in dem Blattstiel und führen reichlich Xanthoplasten (ca 3 μ), oder auch aus diesen entstandene gelbe Öltropfen. (28. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

Urticaceae.

73. *Urtica dioeca* L.

Im Frühling sind die jungen einigermassen vertikal gerichteten Blätter besonders auf ihrer unteren Seite rötlichviolett gefärbt, wobei die Färbung hier in den Teilen der Spreite zwischen den grösseren Blattnerven am intensivsten ist; die letzteren erscheinen fast grün. Auch der Stengel ist in seinen oberen Internodien ebenso gefärbt, nur die basalen Internodien sind gewöhnlich violettrot. In der Blattspreite führen die Epidermiszellen, ausgenommen die Schliesszellen der Spaltöffnungen, roten Zellsaft; auch subepidermale Zellen können anthocyaninführend sein, und zwar in dem Gewebe des Blattrandes. Die basalen Stengelinternodien führen Anthocyanin in Zellschichten unmittelbar unter der Epidermis. Ausserdem befinden sich Zellen mit rotem Zellsaft in der Nähe der Gefässbündel und in den peripheren Markteilen. (17. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu; 15. 5. 1923, Irboska.)

Exemplare, bei denen die Blätter ihr Wachstum zum grössten Teil schon abgeschlossen haben, erscheinen grün, nur die jüngsten Laubblätter können am Blattrande etwas rötlich sein; ebenfalls sind bei den erwachsenen Blättern, deren Spreite anthocyaninfrei ist, die Blattstiele auf der oberen Seite gewöhnlich violettrot gefärbt. In den Blattstielen fand ich die Epidermis farblos, die subepidermalen Komplexe von Assimilationsparenchym und die mit ihnen abwechselnden Kollenchymstränge mehr oder minder anthocyaninführend. Im Stengel führte ebenfalls das periphere subepidermale Gewebe roten Zellsaft. (29. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Schon im Juli bilden sich bei vielen Exemplaren „Herbstblätter“. Diese können auf ihrer Unterseite etwas rötlich gefärbt sein, und zwar dann, wenn sie aus Blättern hervorgegangen sind, bei denen die Frühlingsfärbung bis zum Zeitpunkt der Vergilbung erhalten geblieben ist. In ihnen findet man roten Zellsaft in den Epidermiszellen, am Blattrande auch in den Parenchymzellen. Die sehr kleinen Xanthoplasten erscheinen fast farblos. Die Blattstiele enthalten sehr wenig Anthocyanin in den peripheren subepidermalen Zellen, oder aber der Zellsaft ist in allen Zellen farblos. (31. 7. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

Aristolochiaceae.

74. *Asarum europaeum* L.

Die jungen Blätter, deren Spreite noch zusammengefaltet ist und bei denen deshalb die untere Seite des Blattes besser belichtet ist, führen Anthocyanin in den Epidermiszellen der Blattunterseite. In der Umgebung von Blattnerven enthalten auch subepidermale Zellen violettroten Zellsaft. (14. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Im Sommer sind sowohl die Blätter, die in demselben Jahr ihr Wachstum abgeschlossen haben, als die Blätter, die in erwachsenem Zustande überwinterten, grün gefärbt, wobei sowohl Blattspreite als Blattstiele gänzlich anthocyaninfrei sind. Die Niederblätter sind halbvertrocknet und führen geringe Mengen von Anthocyanin. (17. 5. 1925, Voldi.) — Im Frühling, nachdem der Schnee geschmolzen ist, findet man die überwinterten Blätter mehr oder minder intensiv bräunlichrot gefärbt, jedoch nur an den freiliegenden Blatteilen, während die irgendwie verdeckten Teile rein grün sind. Die Blattstiele sind gewöhnlich von den benachbarten Blattspreiten zugedeckt, ihr Anthocyaningehalt ist gering. In der Blattspreite führt die Umgebung der Blattnerven am wenigsten Anthocyanin, in den übrigen Teilen sind es vorwiegend die Epidermiszellen, die den roten Zellsaft enthalten. Dagegen fand ich in den Blattstielen die Epidermiszellen farblos, roter Zellsaft war in den subepidermalen Kollenchym- und Parenchymzellen vorhanden. (13. 2. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Diese Pflanze ist mir insofern nicht zur Genüge bekannt, als ich den Zeitpunkt, wann die überwintern-

den Blätter absterben, nicht kenne und nicht weiss, ob es hierbei zu einer Anthocyaninbildung kommt oder nicht.

75. *Aristolochia macrophylla* Lam.

Die jungen Blätter sind von einem Niederblatt eingehüllt, das oft ebenso wie diese Anthocyanin enthält. Am stärksten sind hierbei Blattnerven und Blattspitze gefärbt. Sowohl in der Blattspreite als im Blattstiel der Laubblätter und in den Niederblättern fand sich Anthocyanin ausschliesslich in den Epidermiszellen. (28. 6. 1923, 7. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Niederblätter haben sich gelb gefärbt und fallen bei Berührung ab, oder sie sind bereits abgeworfen. Nie fand ich in ihnen gefärbten Zellsaft. Die Laubblätter sind erst ca 1 dm im Durchmesser; sie sind vollständig anthocyaninfrei. (28. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Es haben sich Herbstblätter gebildet, grüne Blätter sind nur noch vereinzelt vorhanden. Zuerst vergilben die Blätter, die im Sommer mehr beschattet waren, nachher stellt sich dieser Prozess auch bei den äusseren gut belichteten Blättern ein. Hierbei verschwindet beim einzelnen Blatte die Grünfärbung zuerst am Blattrande an der Basis der Spreite, während die apikalen Teile der Blattspreite und die Umgebung der stärkeren Blattnerven am längsten die grüne Färbung beibehalten. Dieser eigenartige Verlauf des Vergilbens ist vielleicht dadurch bedingt, dass die basalen Blatteile hier gewöhnlich von den höherstehenden Blättern beschattet sind. Nie bildet sich hierbei Anthocyanin. Da auch in den Sommerblättern dieses Pigment völlig fehlte, so findet man die Herbstblätter stets frei von violetter Zellsaft. Die gelbe Färbung wird durch Xanthoplasten bedingt, deren Grösse ca 3—4 μ beträgt; oft sind aus diesen gelbe Öltropfen entstanden. (15. 9. und 25. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

Polygonaceae.

76. *Rumex acetosa* L. *pratensis* M. u. K.

Bei den jungen, einige cm langen Blättern sind die Spreiten braunrot gefärbt; die Blattstiele sind rötlich, ebenso auch die Ochreae, soweit diese nicht vertrocknet sind. In der Lamina befindet sich Anthocyanin in den Epidermiszellen der Blattober- und Unterseite und in den Palissadenzellen. Die stark roten

Blätter sind verhältnismässig chlorophyllarm. Der umgerollte Blattrand führt wenig Anthocyanin. Der Blattstiel enthält roten Zellsaft in den Epidermiszellen und in 1—2 peripheren Zellschichten unter der Epidermis. Ausserdem ist jedes Gefässbündel von anthocyaninführenden Parenchymzellen umgeben. Die Ochreae führt nur wenig Anthocyanin, und zwar besonders reichlich in der Umgebung der Leitstränge. Roter Zellsaft findet sich hier in den subepidermalen Zellschichten und in den Epidermiszellen. (7. 4. 1925, Tooma, Vägeva.) — Die untersuchten Exemplare standen in voller Blüte und waren fast anthocyaninfrei. Die Blattspreite führt zuweilen roten Zellsaft in den Zellen am Blattrande, gewöhnlich ist sie aber so wie der Blattstiel völlig anthocyaninfrei; die Ochreae sind vertrocknet und braun gefärbt. Der Stengel ist in der Infloreszenz rotfarbig, ebenso in den basalen Internodien; roten Zellsaft fand ich hier subepidermal lokalisiert. (24. 5. 1925, Tooma, Vägeva.) — Dass den Blättern im Sommer das Vermögen die roten Zellsaftpigmente zu bilden nicht fehlt, beweisen Beobachtungen an Exemplaren, bei denen der Blattstiel oder der Stengel eingeknickt oder sonst irgendwie beschädigt ist. In derartigen Fällen tritt in den Pflanzenteilen, die sich oberhalb der Verletzung befinden, eine intensive Rotfärbung auf, die dadurch verursacht wird, dass sich roter Zellsaft sowohl in den Epidermiszellen als in den Zellen des Palissadenparenchyms ausbildet. Auch die Epidermiszellen der Blattunterseite und die unteren Schichten des Schwammparenchyms enthalten roten Zellsaft. (20. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Bevor die Laubblätter absterben, wird in ihnen nochmals roter Zellsaft ausgebildet. Dieser Prozess beginnt immer im noch grünen Blatte, und zwar rötet sich stets zuerst die Blattspitze und der Blattrand, weiter verbreitet sich die durch Anthocyaninbildung hervorgerufene Rötung basipetal. Gleichzeitig ändert sich der Farbton: die ursprünglich braunrote Färbung geht in karminrot über, denn das Chlorophyll wird abgebaut. Am längsten grün bleiben die zentralen Teile der Spreite zu beiden Seiten des Mittelnervs. Auch in den Blattstielen, besonders in ihren apikalen Hälften, bildet sich Anthocyanin. In den Mesophyllzellen der Spreite befinden sich ca 2,5 μ messende Xanthoplasten, die sich oft zu mehreren angesammelt haben. Bisweilen sind aus ihnen auch gelb gefärbte Öltropfen hervorgegangen.

Die Blattspreite führt roten Zellsaft in den Epidermiszellen auf beiden Blattseiten, ebenso in den Zellen des Palissadengewebes und den peripheren Zellschichten des Schwammparenchyms. Von den Epidermiszellen sind die Schliesszellen konstant anthocyaninfrei. Die Blattstiele führen violettroten Zellsaft in den Epidermiszellen, den Parenchymzellen unter der Epidermis und zum Teil auch in noch tiefer gelegenen Geweben¹⁾. (20. 8. 1925, unweit Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

77. *Rumex acetosella* L.

Die jungen Blätter sind im Frühjahr sehr intensiv braunrot gefärbt, und zwar sowohl ihre Lamina als die Blattstiele. Die Blattspreite führt roten Zellsaft in den Epidermiszellen auf der Blattober- und Unterseite, ebenso führen Anthocyanin die Zellen des Palissadengewebes. Die Schliesszellen enthalten farblosen Zellsaft, sonst aber ist gerade die Umgebung der Stomata bei *Rumex acetosella* durch besonderen Anthocyaninreichtum ausgezeichnet. Der Blattstiel führt ebenfalls Anthocyanin in den Epidermiszellen und den subepidermalen Zellen. (30. 4. 1925, 9. 4. 1925, Tartu.) — Blühende Exemplare fand ich grün gefärbt, nur die untersten Stengelblätter wiesen oft eine intensive Rotfärbung auf. Bei diesen grünen Exemplaren war die Blattspreite ganz frei von roten Pigmenten, oder aber sie führte etwas Anthocyanin im Blattrande und der Blattspitze. Die Blattstiele waren gewöhnlich an ihrer Basis rötlich gefärbt, ebenso führten Anthocyanin die Blattscheiden, während die Ochreae vertrocknet waren. Der rote Zellsaft tritt in allen diesen Organen, ausgenommen die Ochreae, sowohl in den Epidermiszellen als in den peripheren subepidermalen Zellen auf. Solange die Zellen oder Ochreae noch lebend sind, führen sie oft Anthocyanin. Auch hier treten die den roten Zellsaft führenden Zellen sowohl in der Epidermis als im subepidermalen Gewebe auf. Die unteren Stengelinternodien sind ebenfalls oft rot gefärbt und führen Anthocyanin in den Epidermis-, Kollenchym- und äusseren Parenchymzellen. (2. 6. 1925, Petseri.) — Ganz dieselben Verhältnisse wiesen Exemplare dieser Pflanze auf, die ich auf der Insel Kassaar (Hiiumaa) untersuchte. (3. 7. 1925.) — Schon frühzeitig beginnen

1) Vergl. auch Gertz, O., „Studier“, p. 115.

die untersten Blätter abzusterben. Hierbei ist es sicher, dass gewisse Blätter die Frühlingsfärbung überhaupt nicht verlieren, sondern direkt in „Herbstblätter“ übergehen, indem sich die braunrote Färbung wegen Chlorophyllschwinds in intensives Karminrot verwandelt. Deshalb sind schon sehr frühzeitig intensiv rot gefärbte, absterbende Blätter zu beobachten. Schon Mitte Mai habe ich sie ganz regelmässig angetroffen. Hierbei führten die roten Blattspreiten besonders reichlich Anthocyanin in den Epidermiszellen, wobei sich die Konzentration des Farbstoffes in der Umgebung der Stomata noch besonders steigerte. Die Schliesszellen fand ich stets anthocyaninfrei. Das Palissadenparenchym führt besonders in den äusseren Zellagen ebensolchen karminroten Zellsaft. Die intensiv rot gefärbten Blattstiele führen roten Zellsaft in den Epidermiszellen und den subepidermalen Zellschichten. (14. 5. 1925, Elva.) — Ebensolche Pigmentlokalisation beobachtete ich bei den roten unteren Blättern, die im Juni, Juli und August sich gebildet hatten. Im letzten Falle fand ich auch höherstehende Blätter rot gefärbt. Die Blätter, die sich noch höher am Stengel befanden, hatten ebenfalls mit der Anthocyaninbildung begonnen, da sie jedoch noch reichlich Chlorophyll enthielten, so war ihre Färbung bräunlich bis olivgrün. (2. 6. 1925, Petseri; 12. 7. 1923, Paasvere; 3. 7. 1925, Kassar; 20. 8. 1925, Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

78. *Rumex acetosella* L. *angustifolius* Koch.

Rumex acetosella kann jedoch, wie dies bereits von Gertz¹⁾ hervorgehoben worden ist, auch als konstant rotgefärbte Form auftreten, wobei die reichliche Anthocyaninbildung unzweifelhaft durch die besonderen Standortsbedingungen hervorgerufen wird. Ich beobachtete diese Form auf der Halbinsel Harrilaid (Saaremaa) auf sehr trockenem Sandboden (Taf. II, C). Die von mir untersuchten Exemplare waren ca 5 bis 15 cm hoch, besaßen dünne lange Blattstiele und winzige Blattspreiten. Sie sind zu der f. *angustifolius* Koch zu stellen. In allen oberirdischen Teilen sind diese Pflanzen prachtvoll gefärbt. Bei den jüngeren Exemplaren ist die Färbung mehr braunrot, bei „herbstroten“ Individuen aber sehr intensiv karminrot. Die Blattspreite führt

1) Gertz, O., „Studier“, p. 116—118.

in den Epidermiszellen reichlich Anthocyanin — hier sind nur die Schliesszellen anthocyaninfrei. Ebenso reichlich führen roten Zellsaft die Palissadenzellen und die untersten Schichten des Schwammparenchyms. Nur 1—2 Zellschichten in dem zentralen Teile des Mesophylls sind farblos und führen Chloroplasten oder Xanthoplasten (oder auch gelbe Öltropfen), je nachdem, ob man die braunroten oder karminroten Blätter untersucht. Der Blattstiel enthält Anthocyanin in den Epidermiszellen und den peripheren Parenchymzellen. Ebensolche Anthocyaninlokalisation fand ich im Stengel. (23. 6. 1924, Harrilaid, Saaremaa.)

Beob. P.-Komb.: iA [111]

79. *Rumex aquaticus* L.

Diese Art habe ich nur in Sommer und Herbst untersucht. Da jedoch auch die Blätter, die ihre definitive Grösse erreicht haben, oft am Blattrande anthocyaninführend sind, so vermute ich, dass auch die jüngeren Blätter das Vermögen besitzen Anthocyanin zu bilden. Die Herbstblätter von *Rumex aquaticus* sind intensiv karminrot gefärbt. Die Anthocyaninbildung beginnt im grünen Blatte, und zwar so, dass grössere Blattpartien zwischen den Hauptnerven mit der Ausbildung des roten Zellsaftes beginnen. Diese unregelmässigen Flecken verschmelzen miteinander, der Chlorophyllgehalt nimmt ab, und so entstehen rote Blätter. Diese führen Anthocyanin in den Epidermiszellen der Blattober- und Unterseite und in den Zellen des Palissadengewebes. Auch das Schwammparenchym führt roten Zellsaft, jedoch in viel geringerer Konzentration und unterbrochen. Die Zellen des Assimilationsgewebes enthalten ausserdem ca 1,5—2 μ messende Xanthoplasten, oder aber gelb gefärbte Öltropfen. Die Blattstiele führen Anthocyanin ebenfalls in den Epidermiszellen und den peripheren subepidermalen Zellen. Die Pflanze dürfte sich wie A [1(1)1] verhalten.

(79 a) *Rumex domesticus* Hartm.

Nach Gertz¹⁾ führen junge Blätter dieser Pflanze Anthocyanin in den Epidermiszellen, während im Mesophyll nur vereinzelte Zellen roten Zellsaft enthalten. In den absterbenden Blättern tritt Anthocyanin in den Epidermis- und Palissaden-

1) Gertz, O., „Studier“, p. 120.

zellen auf. — Es ist wahrscheinlich, dass diese Pflanze oft als A [1(1)1] auftritt.

(79 b) *Oxyria digyna* (L.) Hud s.

Über diese Art schreibt Th. Wulff ¹⁾: „Die ganzen Exemplare, Blätter, Blattstiele und Blütenstände, sind gewöhnlich auffallend rot-rotviolett gefärbt, ganz besonders auf trockenem, der Sonne exponiertem Boden. Ganz grün sind hingegen Individuen aus feuchten, schattigen Felsenritzen, aus den Abhängen unter den Vogelbergen etc.“ Was die Lokalisation des Farbstoffes betrifft, so fand Wulff den roten Zellsaft in den Epidermiszellen und dem subepidermalen Gewebe.

P.-Komb.: iA [111]

80. *Rheum rhaponticum* L.

Die Beobachtungen an dieser Pflanze sind auf den mit Steppenvegetation bedeckten Südabhängen im Altai ausgeführt worden. Ende April erscheinen die jungen Triebe. Die gekrauste Oberfläche der jungen Blätter ist, nachdem sie sich von den Ochreae befreit haben, intensiv rot bis braunrot gefärbt, jedoch nur bei den am stärksten belichteten Blatteilen, während jene Teile der Lamina, die die Vertiefungen der Falten bilden, rein grün gefärbt sind. Bei mikroskopischer Untersuchung dieser Blätter fand ich die sehr gestreckten Palissadenzellen und die Zellen des Schwammparenchyms frei von Anthocyanin; sie enthielten rein grün gefärbte Chloroplasten. Die Epidermiszellen führten ganz kontinuierlich intensiv karminroten Zellsaft ²⁾. (25. 4. 1921, Tschernal, Altai.) — Die blühenden Exemplare hatten grüne Blätter, und nur die Blattstiele und Stengel traten oft anthocyaninführend auf. — Die absterbenden Blätter sind immer gelb gefärbt, mikroskopisch habe ich sie nicht untersucht. — Ob hier die P.-Komb. A [1(1)(1)] vorliegt oder die Kombination A [1(1)0], ist gegenwärtig unbekannt.

81. *Polygonum convolvulus* L.

Blätter junger Individuen untersuchte Gertz ³⁾. Er fand

1) Th. Wulff, Bot. Beob. auf Spitzbergen, p. 50, 63.

2) Gertz beobachtete bei den Exemplaren im Bot. Garten in Lund Anthocyanin sowohl in Epidermiszellen als in den subepidermalen Zellschichten. („Studier“, p. 121.)

3) Gertz, O., „Studier“, p. 124.

in ihnen reichlich Anthocyanin in den subepidermalen Zellen der Blattober- und Unterseite. In einzelnen Fällen fand er den roten Zellsaft auch in den Epidermiszellen.

Im Sommer sind die Exemplare grün gefärbt und führen nur wenig Anthocyanin. Näher ist dieses Stadium leider nicht untersucht worden. Im Herbst tritt ganz regelmässig Anthocyaninbildung ein. Sie beginnt im grünen Blatte und breitet sich bald über die gesamte Spreite aus, gleichzeitig nimmt der Chlorophyllgehalt ab, und so entstehen rote Herbstblätter, die jedoch auf der unteren Blattfläche gewöhnlich gelblich gefärbt sind. Anthocyanin befindet sich in der Blattspreite hauptsächlich in den Zellen des Palissadenparenchyms, die violettroten Zellsaft führen. Die zentralen Teile der Spreite sind gewöhnlich pigmentfrei, die unteren Zellagen im Schwammparenchym führen jedoch ebenfalls rötlichen Zellsaft. Auch die Epidermiszellen enthalten Anthocyanin, wie dies an entsprechenden tangentialen Schnitten zu sehen ist, jedoch ist hier die Farbstoffkonzentration immer recht unbeträchtlich. Die Schliesszellen enthalten farblosen Zellsaft. (13. 9. 1925, Tartu.) — Also tritt *P. convolvulus* in Estland als A [1(1)1] auf, und dieses Verhalten ist nach meinen Beobachtungen für diese Pflanze typisch.

Dass diese Art jedoch auch anders auftreten kann, lernte ich bei Exemplaren auf einem trockenen, sandigen Felde der Insel Kassar (Hiiumaa) kennen, wo ich diese Pflanze im Juli und Anfang August untersuchte. Hier waren teils noch junge Exemplare zu finden, die ihre rote Frühlingsfärbung beibehalten hatten, teils fast ebenso stark pigmentierte blühende, und zuletzt auch Exemplare mit reifen Früchten, bei denen die Blätter in der unteren Hälfte des Stengels bereits karminrote Färbung angenommen hatten. Die roten Exemplare, die noch Chlorophyll enthielten, ebenso diejenigen, bei denen bereits Xanthoplasten entstanden waren, führten roten Zellsaft in den Epidermiszellen der beiden Blattseiten, ebenso in den Zellen des Palissadenparenchyms und in dem Schwammparenchym. Nur die zentralen Teile des Blattquerschnittes wiesen farblosen Zellsaft auf. Auch der Blattstiel führt reichlich Anthocyanin in den Epidermiszellen und den Parenchymzellen direkt unter der Epidermis¹⁾. Also tritt die Pflanze hier als iA [111] auf.

1) Die Zellen des Blattgewebes erwiesen sich als sehr stärkereich. In den

82. *Polygonum hydropiper* L.

Junge, noch nicht blühende Exemplare sind oft intensiv bräunlichrot gefärbt, besonders die jüngeren Blätter, ihre Ochræae und der Stengel. Die Blätter, die fast grün geworden sind, enthalten oft Anthocyanin in dem apikalen Teile der Blattspreite. Der rote Zellsaft tritt in allen Organen sowohl in den Epidermis- als in den subepidermalen Zellen auf. (Mai 1925, Tartu.) — Im Herbst untersuchte ich die Pflanzen, als sie grösstenteils eine intensive Rotfärbung angenommen hatten, jedoch waren auch grüne Exemplare noch zu finden. In diesen grünen Exemplaren hat die Anthocyaninbildung bereits begonnen, es sind nämlich die oberen Stengelblätter in den Randpartien und der Blattspitze mehr oder weniger intensiv bräunlich. Die unteren Blätter dagegen sind auch in diesem Teil oft rein grün gefärbt. Die Chloroplasten sind in ihnen noch unverändert und ca 5—8 μ gross. Bei den geröteten Exemplaren ist der Stengel intensiv violettrot gefärbt. Die Blätter sind ebenfalls sehr intensiv rot, und zwar auf der Blattoberseite, während die Unterseite gelblich oder rosa erscheint. In der Spreite befindet sich roter Zellsaft ganz kontinuierlich in den Epidermiszellen (zum Teil auch auf der unteren Blattfläche), wobei die Konzentration des Farbstoffes hier sehr gross sein dürfte. Die Schliesszellen sind anthocyaninfrei. Das Palissadenparenchym führt ebenfalls fast ununterbrochen roten Zellsaft, dagegen führen die Zellen des Schwammparenchyms nur wenig Anthocyanin. Die Chloroplasten sind teils in schwach gelbliche Xanthoplasten umgewandelt, teils haben sich auch gelbe Öltropfen gebildet. Der kurze Blattstiel enthält Anthocyanin in den Epidermiszellen und den Zellen des subepidermalen Gewebes, nämlich in Kollenchym- und Parenchymzellen. Dieselbe Anthocyaninlokalisierung fand ich im Stengel¹). (8. 9. 1925, Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

(82 a) *Polygonum viviparum* L.

Bei den Keimpflanzen von *P. viviparum* fand Th. Wulff²) auf Spitzbergen das ganze oberirdische System stark rot gefärbt.

Epidermiszellen fand ich Stärke nur in den Schliesszellen. Im Mesophyll waren besonders grosse Stärkemengen in den inneren Schichten vorhanden.

1) Vergl. auch Gertz, O., „Studier“, p. 125.

2) Wulff, Th., Bot. Beob. auf Spitzbergen, p. 50.

Die Pigmentlokalisation bei diesen Keimpflanzen ist jedoch nicht angegeben. Auch Gertz¹⁾ untersuchte *Polygonum viviparum*; seine Exemplare stammen vom Wiener Schneeberg. Ihm fiel diese Art durch ihren grossen Pigmentgehalt, auch unter den durch Anthocyaninreichtum ausgezeichneten Alpenpflanzen, auf. Besonders reichlich Anthocyanin enthielten die basalen absterbenden Blätter. Es ist sehr wahrscheinlich, dass *P. viviparum* sich wie A [1(1)1] und auch wie iA [111] verhalten kann. Diese Pflanze ist auch in Estland nicht selten, jedoch hatte ich nicht Gelegenheit, sie näher zu beobachten.

Chenopodiaceae.

83. *Atriplex hastata* L. var. *salinum* Wallr.

Diese Pflanze beobachtete ich auf salzhaltigem Meeresstrande auf der Insel Kassaar nahe Hiiumaa. Sowohl im Juli wie im Anfang August fand ich sie sehr oft äusserst intensiv braunrot gefärbt. Nur die unterirdischen Wurzelteile waren weisslich und erwiesen sich als anthocyaninfrei, sonst führten sowohl Stengel wie Blätter reichlich Anthocyanin, und zwar in den Epidermiszellen ganz durchgehend (ausgenommen die Schliesszellen), ausserdem aber auch in den 1—2 äusseren Schichten des Palissadengewebes. Der Blattstiel war ebenfalls sehr intensiv gefärbt und führte Anthocyanin in den Epidermiszellen und den Parenchymzellen unter diesen. Dieselbe Lokalisation des roten Pigments fand ich im Stengel. (5. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.) — Anfang August traten bei manchen Exemplaren schon ziemlich reichlich absterbende Blätter auf, die intensiv karminrot gefärbt waren und den roten Zellsaft in derselben Lokalisation führten, wie die Blätter der schon beschriebenen früher untersuchten Exemplare. Sie unterschieden sich nur durch ihren mehr oder weniger vollständigen Chlorophyllmangel.

Also tritt *A. hastata salinum* nicht selten als iA [111] auf. Dass dies aber nicht immer so ist, beweisen Exemplare günstigerer Standorte, die zur selben Zeit viel weniger Anthocyanin führten und fast grün waren. Gewöhnlich ist jedoch auch bei diesen Exemplaren wenigstens der Blattrand anthocyaninführend. Es war mir leider nicht möglich, diese Pflanzen auch weiter zu

1) Gertz, O., Anthoc. hos alp. växt. II, p. 132.

beobachten. Jedoch nach dem, was Gertz über die Herbstfärbung von *A. hastata* L. in Schweden berichtet¹⁾, darf man wohl annehmen, dass *A. hastata salinum* auch als A [1(1)1] auftreten kann.

Beob. P.-Komb.: iA [111]

84. *Atriplex litorale* L.

Es ist mir nicht möglich gewesen, ganz junge Pflanzen von *A. litorale* zu untersuchen. Bei blühenden Exemplaren waren die jüngsten Blätter grün, ihnen folgten solche, bei denen Anthocyaninbildung begonnen hatte und die deshalb mehr oder minder starke bräunliche Färbung aufwiesen. In der unteren Hälfte des Stengels waren die Blätter bereits zum Teil abgefallen. Diejenigen, die sich noch am Stengel befanden, aber beim Berühren abfielen, waren intensiv karminrot gefärbt. Bei der Untersuchung der braunroten und roten Blätter stellte es sich heraus, dass sie den roten Zellsaft ganz kontinuierlich in der oberen und unteren Epidermis führten; die Schliesszellen enthielten farblosen Zellsaft. Subepidermales Gewebe führte roten Zellsaft in den Palissadenzellen und den Zellen, die an die untere Epidermis angrenzen. (23. 6. 1924, Harrilaid, Saaremaa.) Diese Anthocyaninbildung, die der Ablösung der Blätter vorausgeht, beobachtete ich auch bei Exemplaren dieser Pflanze, die ich auf der Insel Kassaar (Hiiumaa) sammelte. *A. litorale* verhält sich also wie A [(1)(1)1] und dürfte an geeigneten Standorten auch als iA [111] auftreten.

85. *Salicornia herbacea* L.

Diese Pflanze tritt auf kahlem, sandigem, salzhaltigem Boden am Meeresstrande nicht selten permanentrot gefärbt auf. Wenigstens konnte ich an mehreren Standorten dieser Art auf der Insel Kassaar (Hiiumaa) gar keine Verminderung des Anthocyaningehalts während der beobachteten Periode (Juli, Anfang August) feststellen. Die Pflanzen waren sehr oft bräunlichrot bis intensiv violettrot gefärbt. In den Stengelgliedern enthalten die Epidermiszellen besonders reichlich Anthocyanin, ausgenommen die Schliesszellen, die farblosen Zellsaft führen. Das tieferliegende Assimilationsgewebe enthält in den peripheren kleinzelligen Schichten reichlich Chloroplasten (3--4 μ), auch diese Zellen führen gewöhnlich roten Zellsaft. Dem Chlorenchym

1) Gertz schreibt: „Die ganze Pflanze ist im Herbst oft blutrot gefärbt“. (Gertz, O., „Studier“, p. 129.)

folgt weiter ein Wassergewebe, das ebenso wie der Zentralzylinder anthocyaninfrei ist. Dass die Pflanze nicht immer als iA [111] auftritt, beweisen die Exemplare, die auf weniger salzhaltigem Boden wachsen. Sie erlangen gewöhnlich eine viel beträchtlichere Grösse und waren zu der Zeit, als ich sie untersuchte, fast grün gefärbt. Besonders lange hält sich die Rotfärbung in den basalen Stengelinternodien und in den apikalen Teilen der höheren Internodien. In diesen Exemplaren ist das Assimilationsgewebe nicht selten ca 250 μ stark und enthält etwas grössere Chloroplasten (5—6 μ). (9. 7. 1925, 6. 8. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Beob. P.-Komb.: iA [111]

86. *Suaeda maritima* (L.) Dumort.

Diese Pflanze tritt ebenso oft wie *Salicornia* als permanentrote Form auf. Bei Untersuchung stark geröteter, im Blühen begriffener Exemplare fand ich sowohl Blätter als Stengel rot gefärbt. Erstere erscheinen gewöhnlich etwas bläulichrot. In den sukkulenten Blättern führen Anthocyanin die Epidermiszellen, — von diesen sind nur die Schliesszellen pigmentfrei. Das tieferliegende Assimilationsgewebe enthält ebenfalls Anthocyanin, jedoch in viel geringerer Ausdehnung; der Zellsaft ist hier oft nur rosa gefärbt, auch treten viele anthocyaninfreie Zellen auf¹⁾. In dem Stengel fand ich dieselbe Anthocyaninlokalisierung, nur liegt hier noch ein zweites Anthocyaninmaximum in der Nähe des Zentralzylinders.

Besonders intensiv gefärbt fand ich junge Pflanzen, die nur 1—2 Blattpaare trugen. Sie führten Anthocyanin, ganz so wie die bereits beschriebenen Exemplare, sowohl in den Zellen der Epidermis als in den peripheren subepidermalen Zellschichten. (9. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.) — Auf Standorten, wo die Pflanzen ihre maximale Grösse erreichen, ist ihre Färbung grüner. Jedoch etwas Anthocyanin scheinen sie immer zu enthalten. (9. 7. 1925, 6. 8. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Es ist sicher, dass *S. maritima* oft als iA [111] auftritt; die mitgeteilten Beobachtungen über die unter gewissen Bedingungen eintretende Pigmentabnahme sprechen aber dafür, dass sie auch anders auftreten kann.

1) Vergl. auch Gertz, O., „Studier“, p. 131.

87. *Obione pedunculata* (L.) Moq-Tand.

Ganz junge Exemplare sind nicht besonders reich an rotem Zellsaftpigment. Oft sind die Blätter vollständig anthocyaninfrei, in anderen Fällen führen sie aber Anthocyanin, und zwar oft nur im Blattrande. Anthocyanin enthaltende Zellen treten hier sowohl vereinzelt in der Epidermis, wie in den subepidermalen Zellschichten auf. (4. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.) — Bei 3—6 cm langen, zum Teil blühenden Exemplaren sind die Blätter grauweiss-schilfrig und in der Spreite gänzlich anthocyaninfrei. Die Blattstiele dagegen sind oft rötlich gefärbt, besonders auf ihrer Oberseite. Rosaroten Zellsaft führen hier sowohl Epidermiszellen als auch periphere Parenchymzellen. Die basalen Internodien sind im Stengel mit bräunlichem Periderm bedeckt. In der Parenchymschicht unter derselben findet sich ebenfalls reichlich Anthocyanin. Den Zentralzylinder fand ich konstant pigmentfrei. Bei vielen Exemplaren sind die Blätter schon zum Teil im Absterben begriffen. Obwohl sie sich hierbei gewöhnlich gelb gefärbt ablösen und in diesem Fall sich als anthocyaninfrei erweisen, tritt bei ihnen dennoch zuweilen eine, wenn auch nicht sehr reichliche, Anthocyaninbildung ein. Die Blätter erscheinen dann gewöhnlich orangefarbig bis bräunlichrot. Die Zellen führen ca. 2 μ messende Xanthoplasten. Anthocyaninführend erwiesen sich die peripheren Schichten des Mesophylls, jedoch auch Epidermiszellen führen rosafarbenen Zellsaft, oder aber sie sind farblos.

Beob. P.-Komb.: A [(1)(1)(1)]

Aizoaceae.88. *Mesembrianthemum pinnatifidum*.

Während der Kultur dieser einjährigen Pflanze im Botanischen Garten in Tartu hatte ich die Möglichkeit, sie im Gewächshause zu beobachten. Bei den jungen Pflänzchen, die ausser den halbvertrockneten Kotyledonen erst 4 junge Laubblätter besaßen, war das Hypokotyl intensiv violettrot gefärbt. Auch die apikalen Blattpartien waren fast bei allen Laubblättern mehr oder weniger stark rötlich gefärbt. Die Blattspreite führt roten Zellsaft in den subepidermalen Zellen (im Mesophyll), und zwar in den peripheren chlorophyllreichen Schichten. Die Epidermis, deren einzelne Zellen die Blasenhaare bilden, führt überall farb-

losen Zellsaft. Auch die Schliesszellen der Stomata sind anthocyaninfrei. Im Hypokotyl tritt Anthocyanin sowohl in den Epidermiszellen als in den peripheren Zellen der gesamten primären Rinde auf. (Juli 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Die Pflanzen sind verblüht, und es sind bereits halbreife und reife Früchte vorhanden. Die Fruchtkapseln und der Stengel sind sehr intensiv violettrot gefärbt. Die Blätter sind grün, nur die Blattstiele etwas rosa gefärbt. Bei mehreren Exemplaren haben sich zahlreiche gelbe Blätter gebildet. In manchen Fällen ist dabei in ihnen schwache Rotfärbung zu bemerken am Blattrande zu beiden Seiten von der Anheftungsstelle des Blattstieles. Die grünen Blätter führen im Mesophyll ca 4—6 μ messende lichtgrüne Chloroplasten und sind hier vollständig anthocyaninfrei. Ebenso ist der Zellsaft in den aus den Epidermiszellen hervorgegangenen Blasenhaaren farblos. Der Stengel dagegen führt in diesen letzteren zuweilen roten Zellsaft, jedoch auch in ihm befinden sich die Hauptmengen von Anthocyanin in den peripheren Zellen der primären Rinde. Zuweilen beobachtet man noch ein zweites Anthocyaninmaximum in der Nähe des Zentralzylinders. In den „Herbstblättern“ ist der Blattstiel gewöhnlich anthocyaninführend, und zwar in den subepidermalen Zellschichten. In den Mesophyllzellen der Blattspreite fallen die intensiv gefärbten, gewöhnlich in ca 10—20 μ messenden Ballen angesammelten Xanthoplasten (ca 1,5—2 μ) auf, die hier verhältnismässig gut erhalten sind.

Die Fruchtkapsel ist vom vergrösserten, anfangs grün gefärbten Kelch umgeben, der nachher gelbe Färbung annimmt und gewöhnlich anthocyaninfrei ist. Dagegen ist die Oberwand der Kapsel fast schwarzviolett. Anthocyanin tritt hier in den subepidermalen Parenchymzellen und in der Epidermis auf. In letzterer führen auch die Blasenhaare reichlich roten Zellsaft. (25. 10. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

Caryophyllaceae.

89. *Honckenya peploides* (L.) Ehrh.

Die an der Westküste von Saaremaa beobachteten Exemplare besaßen stets rein grüne Laubblätter, nur der Stengel führte in den basalen Internodien und in den apikalen Teilen

der höherstehenden Internodien roten Zellsaft in subepidermalen Zellschichten. (13. 6. 1924, Saaremaa.) — Herbstblätter beobachtete ich bei dieser Pflanze im Anfang Oktober; diese waren stets intensiv gelb gefärbt und enthielten nie eine Spur von roten Pigmenten. Die gelbe Färbung rührt von sehr kleinen Xanthoplasten her, die oft in den Zellen gelbe Ballen bilden. Auch der Stengel ist anthocyaninfrei und durch Xanthoplasten gelb gefärbt. (11. 10. 1925, Kunda.)

Beob. P.-Komb.: A [000]

90. *Herniaria glabra* L.

Über *Herniaria glabra* L. schreibt Gertz¹⁾, dass diese Pflanze das Vermögen zur Anthocyaninbildung anscheinend nicht besitzt, denn nie war bei ihr auch nur eine Spur von Rotfärbung zu bemerken. — Die von mir untersuchten Exemplare der unbehaarten Form waren allerdings durch ganz besondere Anthocyaninarmut ausgezeichnet, doch fand ich roten Zellsaft sowohl in den Blättern wie im Stengel. Bei Pflanzen, die ich Ende Juni untersuchte, waren nur die Blattspitzen und der Blattrand bei gut belichteten Individuen etwas rötlich gefärbt. Anthocyanin fand sich in diesen, noch ganz grüne Chloroplasten führenden, Blättern nur in den Epidermiszellen. (31. 6. 1923, unw. Tartu.) — Die Alvar-Pflanzen von *H. glabra* L. *puberula* Peterm., die im Blühen begriffen waren, fand ich auf etwas geschützten Lokalitäten rein grün gefärbt. Die Blätter waren ganz anthocyaninfrei, dagegen führten die Stengel in den basalen Teilen nicht selten roten Zellsaft in den Epidermiszellen. Zu gleicher Zeit fand ich aber bei den Pflanzen trockener Standorte die grünen Blätter mehr oder weniger intensiv bräunlich überlaufen. Es hatten sich auch zahlreiche „Herbstblätter“ gebildet, die in der Regel rein gelb gefärbt waren, andere aber besaßen einen etwas rötlichen Ton. Bei Untersuchung der geröteten Blätter fand ich in ihren Epidermiszellen roten Zellsaft. Sowohl die gelben wie die rötlichen Blätter führten Xanthoplasten oder auch gelbe Öltropfen. (11. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Beob. P.-Komb.: A [(1)(1)(1)]

91. *Coronaria flos cuculi* (L.) A. Br.

Die Blätter dieser Pflanze sind im Frühjahr oft intensiv violettrot bis braunrot überlaufen. Anthocyanin führen sie reich-

1) Gertz, O., „Studier“, p. 140.

lich in den Epidermiszellen der Blattober- und Unterseite. (Mai 1925, unw. Tartu.) — Nachher werden die Blätter grün, nur ihr apikaler Teil kann noch lange bräunlich gefärbt sein, ebenso die Blattbasis und der basale Teil des Mittelnerven. Anthocyanin führen diese Teile gelöst in den Epidermiszellen. Der Stengel ist in seinen oberen Teilen grün gefärbt. Die unteren Internodien, besonders aber die Stengelknoten, sind intensiv violettrot; sie enthalten roten Zellsaft in den Epidermiszellen und den peripheren Zellen des Rindenparenchyms. (7. 7. 1925, Kassaar, Hiiu-maa.) Die Herbstblätter dieser Pflanze sind zuweilen gelb gefärbt. In anderen Fällen bilden sich jedoch auch rote Herbstblätter. Ein Teil derartiger roter absterbender Blätter bildet sich aus den überwinterten Rosettblättern, die schon frühzeitig im Sommer absterben. Andere rote Blätter gehen aus grünen hervor. Die Anthocyaninbildung beginnt bei letzteren in den apikalen Blatteilen. Oft sind bei derartigen Blättern auch der Mittelnerv und die basalen Teile der Blattspreite braunrot gefärbt. Alle diese Teile führen reichlich roten Zellsaft in den Epidermiszellen; auch periphere Zellen des Mesophylls enthalten am Blattrande oft Anthocyanin. Niedriger am Stengel befinden sich Blätter, in denen sich die Rotfärbung über die ganze Spreite verbreitet hat und bei denen die Farbe violett bis karminrot ist, weil hier Chloroplasten zu Xanthoplasten umgewandelt sind, oder aber sich gelbe Öltropfen gebildet haben. Auch in diesen absterbenden Blättern tritt Anthocyanin vorwiegend in den Epidermiszellen auf, doch auch die Mesophyllzellen führen roten Zellsaft. Der Stengel ist bei solchen Exemplaren gewöhnlich der ganzen Länge nach intensiv gerötet, und nur diejenigen Stellen, die von anliegenden Blättern verdeckt sind, erweisen sich als grün. Anthocyanin führen hier Epidermiszellen und die peripheren Zellen der primären Rinde. Die überwinterten Blätter treten in der Regel als A [(1)11] auf; bei den blühenden Trieben verhalten sich die Blätter gewöhnlich wie A [1(1)1] oder auch wie A [1(1)(1)]. Alle diese Fälle sind als A [1(1)1] zusammengefasst worden.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

Nymphaeaceae.

92. *Nuphar luteum* (L.) Sm.

Die Spreite der Schwimmblätter dieser Pflanze habe ich mehrmals untersucht, und fand sie stets vollständig anthocyanin-

frei. Dagegen führen die oft sehr langen Blattstiele roten Zellsaft, und zwar besonders reichlich in ihrer oberen Hälfte. Bei langen Blattstielen sind die unteren Teile ganz regelmässig anthocyaninfrei. In den pigmentierten Teilen fand ich roten Zellsaft sowohl in den Epidermiszellen als in den peripheren Schichten des Assimilationsgewebes. Auch die Gefässbündel führen in ihrem Phloënteil nicht selten Zellen mit rotem Zellsaft. — Gertz fand die Blattspreite von *N. luteum* ebenso stets anthocyaninfrei. Es ist deshalb zu erwarten, dass die absterbenden Blätter dieser Art sich gelb färben und *N. luteum* sich also wie A [000] verhält.

93. *Nymphaea alba* L.

In dem von Hochmooren umgebenen Endla-See in Estland fand ich Exemplare dieser Pflanze äusserst intensiv bräunlichrot bis rot gefärbt. Besonders ausgeprägt war diese Rotfärbung auf der Blattoberseite, während die Unterseite viel schwächer gefärbt war, und die Nervatur sogar grüne Färbung aufwies. Auch die Blattstiele dieser Blätter (Spreite im Durchm. ca 10 cm) waren rot gefärbt, jedoch viel schwächer als die Blattspreite. Querschnitte ergaben folgendes: die obere Epidermis führt in allen Zellen violettroten Zellsaft, nur die Schliesszellen der Spaltöffnungen sind anthocyaninfrei. Das Mesophyll führt reichlich Chloroplasten und ist frei von roten Pigmenten. Die untere Epidermis entbehrt der Stomata, jedoch treten hier diesen entsprechende Zellen auf, die Chloroplasten führen und stets anthocyaninfrei sind, die übrigen Epidermiszellen enthalten roten Zellsaft. Der Blattstiel führt Anthocyanin in den subepidermalen Parenchymzellen, hier bilden sie jedoch nicht einen geschlossenen Ring, sondern treten als isolierte anthocyaninführende Komplexe auf. (25. 5. 1925, Endla-See.)

Bei blühenden Exemplaren fand ich ebensolche junge Blätter, auch die Pigmentlokalisation war dieselbe. Es hatten sich jedoch auch grosse grüne Blätter (Lamina ca 35 cm lang) gebildet, deren Spreite sowohl auf der Ober- als auf der Unterseite anthocyaninfrei war. Zum Teil waren auch Blätter vorhanden, die sich nur auf der Blattoberseite grün gefärbt hatten. (25. 8. 1925, Endla-See.) — Rote Herbstblätter beobachtete ich bei *N. alba* aus Pühajärv. Die Blätter habe ich jedoch mikroskopisch nicht untersucht.

Ranunculaceae.

(93 a) *Paeonia officinalis* L.

Nach Buscalioni u. Pollacci¹⁾ führen die Pflanzen in den jungen Blättern reichlich Anthocyanin in den Epidermiszellen der Blattunterseite (Aussenseite!), zum Teil auch in den Mesophyllzellen. Auch die Herbstblätter sind rot und enthalten nach diesen Autoren roten Zellsaft in den Zellen des Palissaden- und Schwammparenchyms. Nach diesen Angaben lässt sich vermuten, dass sich diese Pflanze, ebenso wie *P. albifera chinensis*¹⁾, wohl wie A [1(1)1] verhält.

94. *Caltha palustris* L.

Die Frühlingstriebe dieser Pflanze können sehr intensiv violett bis fast schwarz gefärbt sein²⁾. Da bei den jungen Blättern die untere Blattseite gut belichtet ist, so bilden sich hier besonders beträchtliche Anthocyaninmengen, und zwar in den peripheren Mesophyllzellen. Die Epidermiszellen sind sowohl in der Blattspreite als im Blattstiel anthocyaninfrei. Sonst führt das gesamte parenchymatische Gewebe des Blattstieles, in dem sich die Gefässbündel befinden, bläulichvioletten Zellsaft. Im Stengel ist die Farbstofflokalisation dieselbe, wie im Blattstiel. (14. 4. 1925, unw. Tartu.) — Bei den ausgewachsenen Blättern, deren Durchm. ca 12—15 cm betrug, fand ich die Spreite auf den beiden Seiten anthocyaninfrei, nur ein schmaler Streifen am Blattrande führte noch violetten Zellsaft. Die Blattstiele waren in der oberen Hälfte ebenfalls grün gefärbt, die basalen Teile führten aber bläulichvioletten Zellsaft in derselben Lokalisation wie in den Frühlingsblättern. (6. 6. 1925, unweit Tartu.) — Die Herbstblätter sind in der Regel gelb gefärbt. Ob sie unter gewissen Umständen auch rötlich auftreten können, ist mir unbekannt.

95. *Trollius europaeus* L.

Die jungen Blätter (überwintert?) mit bereits gut entwickelter Blattspreite und ca 4 cm langem Blattstiel führen reichlich Anthocyanin. Sie erscheinen braun in den mittleren Teilen der Spreite, in den Randpartien aber fast violettrot; auch der Blatt-

1) Gertz, O., „Studier“, p. 149.

2) Gertz, O., „Studier“, p. 150.

stiel ist braun bis violettrot gefärbt, und nur die basalen Teile sind weisslich. In der Blattspreite sind die Epidermiszellen farblos, die Zellen des Palissadenparenchyms führen violettroten Zellsaft, ebenso die untersten Zellschichten des Schwammparenchyms. Auch der Blattstiel führt ausschliesslich in den subepidermalen Zellen Anthocyanin, besonders reichlich in solchen, die sich unmittelbar unter der Epidermis oder in der Nähe der Gefässbündel befinden. (28. 4. 1925, Tartu.)

Bei den Exemplaren, die bereits verblüht waren, fand ich die Laubblätter grün bis etwas gelblichgrün gefärbt und in der Spreite anthocyaninfrei. Nur ein sehr schmaler Streifen am Blattrande war gewöhnlich dunkler gefärbt. Hier fand ich Zellen mit violettroten Zellsaft subepidermal lokalisiert. Die Blattstiele waren verhältnismässig intensiv braunrot, in den unteren Teilen sogar violettrot gefärbt. Anthocyanin befand sich hier besonders reichlich in der hypodermalen Kollenchymschicht und in den dieser folgenden 1—2 Parenchymschichten. Auch das parenchymatische Gewebe in der Nähe der Gefässbündel führte oft Anthocyanin. (10. 6. 1925, Tartu.)

Die Blätter sind nur noch ausnahmsweise grün, grösstenteils haben die Blattspreiten eine gelbe Färbung angenommen, die Blattstiele sind auch jetzt violett gefärbt. Die Blattspreite ist vollkommen anthocyaninfrei, auch die Zellen des Blattrandes enthalten farblosen Zellsaft. Die gelbe Färbung rührt her von ca 2,5—3 μ messenden Xanthoplasten und von gelben Öltröpfchen. In den Blattstielen ist die Lokalisation des violettroten Zellsaftes dieselbe, wie bei den im Juni untersuchten Pflanzen. Die mehrfach beobachteten Exemplare mit eingeknickten Blattstielen besaßen immer gelbe Blattspreiten, nie hatte sich in ihnen Anthocyanin gebildet. (20. 8. 1925, Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

96. *Aquilegia vulgaris* L.

Bei jungen Blättern, bei denen die Blattabschnitte dicht aneinandergeschmiegt sind, sind die belichteten Blatteile der morphologischen Blattunterseite eigenartig rötlichblau gefärbt. Die Epidermiszellen sind anthocyaninfrei; die Mesophyllzellen führen in der Nähe der unteren Epidermis bläulichvioletten Zellsaft. Im Blattstiel enthalten ebenfalls nur die peripheren subepidermalen Zellschichten gefärbten Zellsaft. (14. 4. 1925,

Hort. Bot. Tartu.) — Im Sommer sind die Blätter von *A. vulgaris* grün gefärbt, — näher untersucht habe ich sie nicht. Über die Herbstblätter dieser Pflanze, die oft intensiv rot gefärbt sind, finden sich in der Literatur zahlreiche Angaben¹⁾. Die roten Blätter führen Anthocyanin ausschliesslich im Mesophyll.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

97. *Anemone altaica* Fisch.

Diese Art tritt massenhaft auf den nach Norden gerichteten Bergabhängen bei Tschemal (Altai) auf, und zwar als erste Frühlingspflanze. Die Abhänge, die im Spätsommer bis ca 2 m hohe Umbelliferen, Ranunculaceen, Compositen etc. tragen, sind in der ersten Hälfte des April nur von rötlichen jungen Trieben der *A. altaica* bedeckt. Diese Pflanzen sind deshalb im Frühling gut belichtet und führen reichlich Anthocyanin. Die violettrote Färbung ist besonders stark in den Blattstielen, in den Stielen der Hüllblätter, in der Nervatur der Spreiten und auch in den letzteren auf ihrer morphologischen Unterseite. Violettroten Zellsaft führen hier die Epidermiszellen ganz kontinuierlich, nur die Schliesszellen sind anthocyaninfrei. (20. 4. 1921, Tschemal, Altai.) — Ende April standen die Pflanzen in voller Blüte und waren bereits grösstenteils grün gefärbt. Anfang Juni reifen die Samen. Zu dieser Zeit nehmen auch die Blätter die „herbstliche“ Gelbfärbung an. Nach ihrem makroskopischen Aussehen zu urteilen, sind sie fast vollständig anthocyaninfrei. (10. 6. 1921, Tschemal, Altai.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

98. *Anemone nemorosa* L.

Bei jungen Exemplaren sind die anfangs zusammengefalteten Hüllblätter, ihre Stiele, die die Hüllblätter tragende Achse, sowie die Laubblätter mehr oder minder stark violettrot gefärbt. Nur selten fand ich diese Färbung so intensiv, dass sie die grüne Farbe dieser Teile ganz verdeckte. Die unterirdischen Organe (Rhizom etc.) sind anthocyaninfrei. In den Spreiten der Hüll- und Laubblätter fand ich die morphologische Unterseite stets besonders anthocyaninreich. Den violettroten Zellsaft führen die Epidermiszellen mit Ausnahme der Schliesszellen, die stets anthocyaninfrei sind. In besonders stark pigmentierten

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 152.

Teilen der Spreite, z. B. im Blattrand, enthalten auch subepidermale Zellen roten Zellsaft. Die Stiele der Hüll- und Laubblätter führen Anthocyanin sowohl in der Epidermis als in den Parenchymzellen, die an diese angrenzen. (27. 4. 1925, unweit Tartu.) — Exemplare, die grösstenteils bereits verblüht waren, erwiesen sich dennoch nicht als gänzlich anthocyaninfrei, wenn sie auch nur wenig vom roten Pigment enthielten. In den Hüllblättern führt nämlich der Blattrand in den basalen Teilen der tieferen Einschnitte in einer schmalen Zone reichlich Anthocyanin, ebenso sind die basalen Teile ihrer Stiele violettrot gefärbt. Auch das Laubblatt weist in der Spreite dieselben Verhältnisse auf. Der Blattstiel ist bräunlichrot, nur sein beschatteter basaler Teil farblos. In allen den eben erwähnten Blatteilen befanden sich Zellen mit violettrottem Zellsaft sowohl in der Epidermis, wie in den peripheren subepidermalen Zellschichten. (17. 5. 1925, unweit Tartu; 24. 5. 1925, Vägeva.)

Bei vielen Exemplaren haben sich „Herbstblätter“ gebildet. Diese fand ich stets gelb gefärbt: nur an den Stellen, die auch in grünen Exemplaren Anthocyanin enthielten, sind die Blätter violettrot. An diesen Stellen enthalten sowohl Epidermiszellen als die peripheren subepidermalen Zellen violettroten Zellsaft. Aus den Chloroplasten des Mesophylls sind blassgelbe Xanthoplasten entstanden. — Es findet also bei *A. nemorosa* keine sekundäre Vermehrung des Anthocyaningehaltes statt. Da die beobachteten Pflanzen an gut belichteten Lokalitäten wuchsen, so ist dieser Pigmentmangel nicht durch ungenügende Belichtung zu erklären. Dass der Blattspreite auch jetzt nicht das Vermögen fehlt Anthocyanin zu bilden, lehrten zahlreiche Exemplare mit eingeknickten oder sonstwie beschädigten Stengeln oder Blattstielen. Sie haben nämlich eine intensiv violettrote Farbe auf der gesamten Oberfläche angenommen und führen reichlich Anthocyanin in den Palissadenzellen, zum Teil auch in den Zellen des Schwammparenchyms. Die Epidermiszellen fand ich stets anthocyaninfrei. Am wenigsten Anthocyanin hat sich in den Zellen, die die Gefässbündel umgeben, gebildet; so erscheint die Nervatur fast farblos. (19. 6. 1925, Vägeva.) — Alles Mitgeteilte über Herbstfärbung und Anthocyaninbildung in Folge von Verletzung des Blattstieles oder Stengels beobachtete ich auch an Exemplaren von der Insel Kassaar. (7. 7. 1925.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

99. *Anemone ranunculoides* L.

Bei dieser Art verhalten sich die jungen Exemplare ganz ebenso wie diejenigen von *A. nemorosa*. Auch die Lokalisation des Pigments ist die gleiche. (5. 5. 1925, unweit Tartu.) — Im Sommer werden bei dieser Art sowohl die Laub- als die Hüllblätter grün und führen Anthocyanin nur an den Stellen der Blattspreite, die bei der vorigen Art zu dieser Zeit anthocyaninführend sind. Die Herbstblätter sind ebenfalls gelb gefärbt, treten aber bei Exemplaren mit beschädigten Blattstielen rot auf. Auch hier findet sich bei derartigen geröteten Blättern Anthocyanin ausschliesslich in den subepidermalen Zellen.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

100. *Anemone silvestris* L.

Die Blätter sind im Frühling verhältnismässig intensiv violett bis braunrot. In der Spreite führen sie violettroten Zellsaft sowohl in der oberen als in der unteren Epidermis. Die Mesophyllzellen sind gewöhnlich frei vom roten Zellsaftpigment. (22. 4. 1923, Hort. Bot. Tartu.) — Blühende Exemplare, die im Juni untersucht wurden, waren fast rein grün. Dennoch wiesen die Hüllblätter, besonders auf ihrer unteren Fläche und am Blattrande, ebenso ihre Stiele und die Blattstiele der Laubblätter mehr oder weniger intensive Rotfärbung auf. Überall befand sich der rote Zellsaft ausschliesslich in den Epidermiszellen. (5. 6. 1924, Kallaste, Muhu.) — Herbstblätter beobachtete ich Anfang Oktober in einem lichten Kiefernwalde in Nord-Estland. Hierbei waren diese fast ausnahmslos rötlichviolett gefärbt, und zwar wiesen derartige Färbung sowohl die Spreiten als die Blattstiele auf. In letzteren war das Violettrot besonders intensiv. Im Blattstiel nimmt die Intensität der Färbung in basipetaler Richtung zu, die untersten beschatteten Teile erwiesen sich jedoch gewöhnlich als farblos. Die Bildung des roten Zellsaftes beginnt in der Spreite bereits zu einer Zeit, wenn diese noch reichlich Chlorophyll enthält. Gleichzeitig mit dem allmählichen Chlorophyllabbau bilden sich beträchtliche Anthocyaninmengen, und so entstehen zuletzt die schon beschriebenen Herbstblätter. Die Epidermiszellen fand ich in der Blattspreite stets anthocyaninfrei; dagegen führen die Zellen des Palissaden- und zum Teil auch die des Schwammparenchyms violettroten Zellsaft. Die Zellen des Mesophylls enthalten ausserdem schwach gelb ge-

färbte, zum Teil bereits zerstörte, Xanthoplasten. Es kommt nicht immer zur Ausbildung von typischen Xanthoplasten, sondern die Blätter vertrocknen oft schon früher. Im Blattstiel findet sich Anthocyanin in den subepidermalen Zellen und in der Epidermis.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

101. *Ranunculus auricomus* L.

Die Grundblätter sind auf der Oberseite der Blattspreite bräunlich, auf der Unterseite mehr oder weniger violettrot gefärbt. Auch die oberen handförmig geteilten Blätter sind braun bis rot überlaufen. Der Stengel und die langen Blattstiele der Grundblätter sind ebenfalls rötlichviolett gefärbt. In den Blattspreiten findet sich Anthocyanin besonders reichlich in den Epidermiszellen der Blattunterseite, bei gut geröteten Blättern auch in den oberen Epidermiszellen und in den Mesophyllzellen (im Palissadengewebe sowie in den peripheren Schichten des Schwammparenchyms). Im Blattstiel dagegen fand ich rein subepidermale Anthocyaninlokalisierung; am meisten Anthocyanin führt die erste subepidermale Zellschicht. (18. 5. 1923; 27. 4. 1925, Tartu.) — Bei blühenden Exemplaren sind die vegetativen Organe grösstenteils anthocyaninfrei. Die handförmig geteilten oberen Laubblätter sind grün und führen nur in ihrem kurzen scheidigen Blattstiel roten Zellsaft in den peripheren subepidermalen Zellschichten. Die gestielten grundständigen Blätter sind ebenfalls grün geworden, nur ist der Blattrand am Grunde der tieferen Einschnitte und zu beiden Seiten von der Anheftungsstelle des Blattstieles violettrot gefärbt und führt hier in wenigen subepidermalen Zellen gefärbten Zellsaft. Die Blattstiele und der Stengel sind grösstenteils rein grün, nur ihr basales Viertel führt Anthocyanin in den peripheren subepidermalen Zellschichten. (6. 6. 1925, unweit Tartu.) — „Herbstblätter“ treten auf, nachdem die Früchte reif geworden sind. Sowohl die handförmig geteilten oberen Blätter als die Grundblätter besitzen gelbe Blattspreiten, in denen gewöhnlich keine Spur von Anthocyanin vorhanden ist. Nur die Blattstiele der grundständigen Blätter führen auch jetzt roten Zellsaft in den äussersten subepidermalen Zellschichten. Auch die basalen Teile des Stengels führen Anthocyanin in ebensolcher Lokalisation. Rote „Herbstblätter“ habe ich nie beobachtet.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

102. *Ranunculus cassubicus* L.

Noch kurze Stengel führen bereits die handförmig geteilten oberen Laubblätter, die verhältnismässig intensiv violett erscheinen. Die jungen Grundblätter sind hauptsächlich auf der unteren Blattseite violettrot gefärbt. Die Blattspreite führt violetten Zellsaft in den Zellen des Palissadenparenchyms und den äusseren Schichten des Schwammparenchyms; die Epidermiszellen erscheinen farblos. Der Blattstiel führt ebenfalls Anthocyanin in den subepidermalen Zellen. Da, wo sich tiefer im Blattgewebe Leitbündel befinden, sind die anthocyaninführenden Zellen besonders zahlreich. (22. 4. 1923, Hort. Bot. Tartu; 16. 4. 1925, unweit Tartu.)

Verblühte Exemplare sind fast vollständig anthocyaninfrei. Die grundständigen Blätter besitzen grüne Blattspreiten und sind in allen Teilen der Spreite frei von rotem Zellsaft. Der Blattstiel dagegen führt in den basalen Teilen (die alleruntersten beschatteten Teile sind farblos) Anthocyanin in derselben Lokalisation, wie schon beschrieben. Die oberen geteilten Blätter sind anthocyaninfrei. (16. 5. 1925.) — Die grundständigen Blätter haben gelbe Färbung angenommen. Der Blattrand ist vertrocknet, sonst führt die Spreite Xanthoplasten und zum Teil auch blassgrüne Chloroplasten. Anthocyanin fehlt. Auch der Blattstiel ist fast stets anthocyaninfrei. Rote Blätter fand ich nie, auch nicht bei Exemplaren mit beschädigten Blattstielen. (30. 8. 1925.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

103. *Ficaria verna* Huds.

Junge Blätter führen nicht selten Anthocyanin, jedoch tritt das rote Zellsaftpigment bei dieser Pflanze stets nur spärlich auf. In der Blattspreite, bei der die morphologische Unterseite den roten Farbstoff gewöhnlich reichlicher enthält als die Oberseite, findet sich Anthocyanin in der ersten subepidermalen Zellschicht. Die Epidermis fand ich farblos. Ebenso lokalisiert ist der Farbstoff in den rötlichen Blattstielen. (27. 4. 1924, Hort. Bot. Tartu.) — Oft sind im Frühjahr nur der Blattrand, die Blattnervatur, die Blattstiele und der Stengel etwas rötlich gefärbt. Das Anthocyanin ist stets subepidermal lokalisiert. (15. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Während der Blüte ist die Pflanze ganz grün, und gewöhnlich lässt sich auch nicht eine Spur von

Anthocyanin in den Blättern und Blattstielen nachweisen. Die Herbstblätter sind gelblichweiss gefärbt und treten schon im Juli reichlich auf. In allen Teilen sind sie frei von Anthocyanin. Auf Querschnitten erscheinen sie fast farblos, weil auch die Xanthokarotinoide fast gleichzeitig mit dem Chlorophyll abgebaut werden. (Juli 1924, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [(1)(1)0]

(103a) *Thalictrum aquilegifolium* L.

Bei dieser Pflanze beobachtete Gertz¹⁾ bei Exemplaren im botanischen Garten in Lund reichliche Anthocyaninbildung sowohl in jungen als in absterbenden Blättern. Also kann *T. aquilegifolium* als A [1(1)1] auftreten.

Berberidaceae.

104. *Berberis vulgaris* L.

Die Knospenschuppen sind in jenen Teilen, wo sie aus abgestorbenen Geweben bestehen, trockenhäutig und gebräunt, die aus lebenden Zellen bestehenden Teile fand ich oft intensiv violettrot gefärbt. Anthocyanin führen in ihnen 1—2 subepidermale Zellschichten, ausserdem die Epidermiszellen. Von letzteren enthalten besonders die Zellen der morphologischen Unterseite der Niederblätter violettroten Zellsaft. (24. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospenschuppen haben sich vergrössert, es sind auch Übergangsblätter mit rudimentärer Blattspreite zu finden. Die Knospenschuppen besitzen rote Färbung oft nur in dem apikalen Teil der Schuppe, und zwar so, dass die Rotfärbung sich nach unten zu keilförmig erstreckt. Die lateralen grünen Teile sind dadurch entstanden, dass sie von anderen Knospenschuppen bedeckt waren. Zum Teil fand ich die Knospenschuppen bereits verdorrt. Die Pigmentlokalisation ist unverändert. (12. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Mehrzahl der Knospenschuppen war schon vertrocknet, nur einzelne fand ich turgeszent, und diese waren intensiv rot gefärbt. (22. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Die jungen Blätter führen in ihren apikalen Teilen reichlich Anthocyanin. Hierbei ist ihre morphologische Unterseite der Belichtung, Trockenheit etc. besonders exponiert, da die Blätter

1) Vergl. auch Gertz, O., „Studier“, p. 158.

zu dieser Zeit eine fast vertikale Lage einnehmen. Deshalb findet auch die Anthocyaninbildung vorzüglich hier statt. Anthocyanin findet sich reichlich in den Zellen der ersten Parenchymsehicht unter der Epidermis der Blattunterseite. Oft führt auch die folgende tiefere Schicht roten Zellsaft. In der Nähe des Blattrandes führen Anthocyanin auch die Epidermis- und Palissadenzellen. (20. 5. 1923; 27. 5. 1924; 24. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Bei blühenden Exemplaren fand ich die Blätter grün gefärbt und in allen Teilen der Spreite (auch Nervatur und Blattrand) und des Blattstieles völlig anthocyaninfrei. (22. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Die Blätter an grösseren Sträuchern sind auf der dem Norden zugekehrten Seite grün gefärbt. Auf der Südseite sind dagegen sehr zahlreiche rotgefärbte Blätter entstanden. Alle Übergänge vom grünen Blatte bis zum chlorophyllfreien leuchtend roten Herbstblatte sind vorhanden. Auch hier verläuft die Anthocyaninbildung gleichzeitig mit dem Chlorophyllabbau und beginnt zur Zeit, wo das Blatt noch ganz normal grün gefärbt ist. Die Querschnitte durch die Blattspreite zeigen in den Mesophyllzellen reichlich intensivgelbe, ca 2,5 μ messende Xanthoplasten. Die rote Färbung wird durch entsprechend gefärbten Zellsaft bedingt, der sich in den Zellen des Palissadenparenchyms ausbildet. Die Zellen des Schwammparenchyms enthalten gewöhnlich kein Anthocyanin, und auch die Epidermiszellen führen farblosen Zellsaft. Die Blattstiele sind intensiv rot gefärbt. Sie führen roten Zellsaft in den peripheren Zellschichten unmittelbar unter der farblosen Epidermis. (10. 10. 1925, Tapa.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

105. *Berberis sibirica* Pall.

Diese Pflanze beobachtete ich auf Südabhängen bei Tschemal im Nord-Altai. Im Frühjahr (im April) erscheinen die jungen rötlichen Blätter, die, ebenso wie diejenigen von *B. vulgaris*, zuerst die Blattunterseite dem Lichte exponieren und hier besonders intensiv gefärbt sind. Die beschatteten Blatteile sind stets grün, — die Grenze ist oft sehr scharf. Im Sommer sind die Blätter dieser Pflanze grün gefärbt, nehmen jedoch im Herbst eine äusserst intensive Rotfärbung an. Besonders intensiv war die Färbung bei den Exemplaren, die ich in der alpinen Höhenstufe unweit Kara-Kol im Herbst 1921 beobachtete und wo sich

die Färbung bis zum intensivsten Karminrot gesteigert hatte. (21. 9. 1921, Kara-KoI, Altai.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

106. *Mahonia aquifolium* Nutt.

Von dieser Pflanze ¹⁾ beobachtete ich einige eingetopfte Exemplare. Im Herbst, bevor die Pflanzen ins Kalthaus gebracht wurden, konnte man sehr schön alle Phasen der Blattverfärbung beobachten. Die jungen, bis ca 2 cm langen Blätter sind rötlich-braun gefärbt, besonders intensiv die Blattspindel und der Blattstiel. Tiefer folgen Blätter, die nur in den Mittelnerven der Einzelblättchen mehr oder minder starke rote Färbung aufweisen, sonst aber grün sind. Die Rhachis und der Blattstiel sind allerdings auch bei diesen Blättern intensiv rot gefärbt. Noch niedriger am Stengel folgen prachtvoll karminrote Herbstblätter, deren Einzelblättchen sich bei Berührung ablösen. Bei diesen Herbstblättern ist sowohl die Blattspreite als die Rhachis und der Blattstiel rot gefärbt. Die überwinternden erwachsenen Blätter können ebenfalls im Herbst Anthocyanin bilden und färben sich dann bräunlich bis braunrot. In den jungen Blättern führen die Epidermiszellen der Spreite farblosen Zellsaft. Intensiv violettrot ist dieser in den Zellen des Palissadenparenchyms und zum Teil auch in denen des Schwammparenchyms. Die Grösse der Chloroplasten beträgt in diesen Zellen ca 4—5 μ . Auch die besonders intensiv gefärbte Anheftungsstelle der Einzelblättchen führt roten Zellsaft ausschliesslich in subepidermalen Zellschichten. Eben solche Anthocyaninlokalisierung fand ich in der Blattspindel. Im grünen Blatte waren an den Stellen, wo dasselbe noch roten Zellsaft führt, immer nur die Zellen des Mesophylls gefärbt, die Epidermiszellen waren stets farblos. Querschnitte durch die Herbstblätter zeigen folgendes: die Epidermiszellen sind farblos, die Zellen des Palissaden- und Schwammparenchyms führen roten Zellsaft, nur die zentralen Teile des Mesophylls sind anthocyaninfrei. Die Mesophyllzellen enthalten ausserdem gelb gefärbte Xanthoplasten, die ca 4 μ messen. Die herbstliche Anthocyaninbildung beginnt stets in grünen, noch chlorophyllreichen Blättern. (30. 8. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1..1]

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 161, 162.

(106 a) *Epimedium alpinum* L.

Diese Pflanze führt nach Gertz¹⁾ reichlich Anthocyanin in den jungen Bättern und in den Herbstblättern. In beiden Fällen tritt der rote Zellsaft subepidermal auf. Da *E. alpinum* eine sommergrüne Pflanze ist, so folgt aus den Angaben von Gertz, dass sie oft als A [1(1)1] auftritt.

Papaveraceae.

107. *Chelidonium majus* L.

An trockenen gut belichteten Standorten sind die Blätter der überwinterten Rosetten oft eigenartig bläulich gefärbt. Diese Färbung fehlt an den Blattpartien, die irgendwie verdeckt sind, und ist am stärksten bei den jungen, ziemlich stark behaarten Blättchen, die ihrer fast vertikalen Richtung wegen auf der Blattunterseite pigmentiert sind. In diesen Blättern enthalten Anthocyanin die peripheren Schichten des Schwammparenchyms, die an die untere Epidermis angrenzen. Die Epidermiszellen führten stets farblosen Zellsaft, auch im Blattrande, wo die Pigmentation der Spreite am stärksten ist. Die grösseren überwinterten Blätter, die einigermassen flach ausgebreitet sind, führen bläulichvioletten Zellsaft in den Zellen des Palissadengewebes. Hierbei ist deutlich zu sehen, dass die Chloroplasten die äusseren Tangentialwände verlassen und sich in den inneren Teilen der Zelle angesammelt haben. Die Blattstiele führen Anthocyanin in den Parenchymzellen unmittelbar unter der farblosen Epidermis²⁾. (20. 4. 1923; 27. 4. 1924; 12. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Bei den blühenden Exemplaren, die auf gut belichteten Stellen sich üppig entwickelt hatten und 50—70 cm hoch waren, fand ich alle vegetativen Organe vollkommen anthocyaninfrei. Auch die Zellen der jungen, einige cm langen Blätter führen farblosen Zellsaft. Die unteren Blätter sind zum Teil vergilbt; auch sie sind ebenso frei von roten Pigmenten. (16. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Bei Exemplaren, die reife Früchte trugen, waren die Blätter grösstenteils gelb gefärbt. Sowohl der Blattrand wie die Nervatur und die Blattstiele erwiesen sich stets als anthocyaninfrei. In den Mesophyllzellen der Spreite hatten

1) Gertz, O., „Studier“, p. 159.

2) Vergl. Mohl, H. v., Unters. über d. winterl. Färb. d. Bl., p. 391; Gertz, O., „Studier“, p. 165.

sich Xanthoplasten gebildet; die Schliesszellen führten noch unveränderte Chloroplasten. (3. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.) — Anthocyaninführende absterbende Blätter beobachtete ich nur ganz ausnahmsweise, und zwar treten sie öfter unter den überwinterten Rosettenblättern auf. Diese verhalten sich also wie A [(1)1(1)]. Da die Blätter, die sich im Sommer entwickeln, gewöhnlich anthocyaninfrei sind, so verhalten sie sich grösstenteils wie A [(1)(1)(1)] und nur zum Teil wie A [1(1)(1)].

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]; A [(1)(1)(1)]

Cruciferae.

108. *Lepidium latifolium* L.

Die jungen, noch zusammengerollten Blätter sind zuweilen auf ihrer äusseren Fläche (der morphologischen Blattunterseite) mehr oder weniger intensiv violettfarbig, ebenso der Blattstiel. Die Lamina enthält bläulichvioletten Zellsaft in der Mesophyllschicht, die an die untere Epidermis angrenzt. Die Epidermiszellen führen farblosen Zellsaft. Der Blattstiel enthält Anthocyanin in 2—3 peripheren subepidermalen Zellschichten. — Mitte Juni war die Mehrzahl der untersuchten Individuen vollkommen grün gefärbt, und auch die jungen Blätter erwiesen sich als anthocyaninfrei. Fast bei allen Exemplaren waren bereits zahlreiche absterbende Blätter entstanden. Diese fand ich in der Regel gelb gefärbt. Jedoch auch violettfarbige „Herbstblätter“ habe ich beobachtet. Bei ihnen trat Anthocyanin ebenso nur in den Mesophyllzellen auf, nie in der Epidermis. Oft führen hierbei nur zentrale Teile des Mesophylls farblosen Zellsaft. (Vaika-Inseln, Saaremaa, 19. 6. 1924.)

109. *Cochlearia danica* L.

Diese Pflanze tritt gewöhnlich vollständig anthocyaninfrei auf. Dass ihr aber das Vermögen Zellsaftpigmente zu bilden keinesfalls fehlt, lehrten Exemplare, die ich auf trockenem Kalkfelsen auf der Insel Vilsandi beobachtete. Diese Exemplare besaßen bräunlichviolette Blattstiele, einen ebenso gefärbten Blattrand und einen stark violettroten Stengel. In der Blattspreite enthalten violetten Zellsaft die Zellen des Mesophylls, die an die untere Epidermis angrenzen. Auch die Blattstiele und die Stengel führten ebensolchen Zellsaft in den äussersten Pa-

renchymschichten. (19. 6. 1924, Vilsandi, Saaremaa.) — Alle Exemplare, die ich sonst untersuchte, waren anthocyaninfrei; die absterbenden Blätter fand ich stets gelb gefärbt. (19. 6. 1924, Vaika-Inseln, Saaremaa.)

Beob. P.-Komb.: A [(1)(1)(1)]

110. *Alliaria alliaria* (L.) Huth.

H. v. Mohl untersuchte die überwinternden Blätter dieser Pflanze¹⁾ und fand bei ihnen Anthocyanin in den äussersten Zellschichten des Mesophylls. Die Epidermis erwies sich als farblos. — Die blühenden Exemplare sind grün gefärbt und nicht selten vollständig anthocyaninfrei, sowohl in der Blattspreite, wie im Blattstiel und im Stengel. Dagegen tritt nach der Frucht-reife in der ganzen Pflanze eine intensive Rotfärbung auf, die durch Anthocyaninbildung verursacht ist. Derartige Exemplare beobachtete ich Anfang August auf der Insel Saarnak (unweit Hiiumaa). — Herbstrote Exemplare untersuchte Gertz²⁾. Er fand sowohl in der Blattspreite als im Blattstiel und Stengel reichlich Anthocyanin im Zellsaft der subepidermalen Zellen. Die Epidermiszellen waren stets farblos.

Da die älteren Blätter der überwinternden Rosetten gewöhnlich ihren Anthocyaningehalt bis zum Absterben beibehalten, die jüngeren Blätter aber zuerst grüne Sommerblätter bilden und erst nachher sich röten, so liegt bei *A. alliaria* der Fall vor, wo sich die Blätter teils wie A[(1)11], teils aber wie A[1(1)1] verhalten.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

111. *Cakile maritima* Scop.

Diese Pflanze ist in bezug auf ihren Pigmentgehalt ungenügend untersucht. Auf der Halbinsel Harrilaid (Saaremaa) beobachtete ich junge Keimpflanzen, die eine sehr intensive bläulichviolette Färbung aufwiesen. Am stärksten gefärbt fand ich den Stengel (Hypokotyl) und die vier Laubblätter, während die Kotyledonen mehr gelblichrot gefärbt waren. In allen Organen führten die äussersten subepidermalen Zellschichten violett-farbigem Zellsaft. Bei grösseren, ca 15 cm hohen Exemplaren waren die Blätter, ebenso die Blattstiele, frei von Zellsaftpig-

1) Mohl, H. v., Unters. über d. winterl. Färb. d. Blätter, p. 391.

2) Gertz, O., „Studier“, p. 172.

menten, nur der Stengel führte Anthocyanin in den äusseren Zellschichten der primären Rinde. (23. 6. 1924.) — Soviel mir bekannt, sind bei den erwachsenen Exemplaren die Blätter und Blattstiele in der Regel anthocyaninfrei. Da nach Beobachtungen von Gertz¹⁾ die unteren absterbenden Blätter nicht selten durch Anthocyanin blau gefärbt sind, so dürfte hier der Fall A [1(1)(1)] vorliegen.

112. *Isatis tinctoria* L.

Die überwinternden Rosetten sind von H. v. Mohl²⁾ untersucht worden. Die Blätter erwiesen sich als sehr anthocyaninreich, so dass oft alle Mesophyllzellen gefärbt waren. — Die von mir Mitte Juni untersuchten blühenden Exemplare waren fast anthocyaninfrei. In den Blättern fand ich ausschliesslich Zellen mit farblosem Zellsaft. Der Stengel führte zuweilen Anthocyanin, jedoch in so geringer Menge, dass dies nur bei mikroskopischer Untersuchung festgestellt werden konnte. In derartigen Stengeln befinden sich unter der Epidermis nur vereinzelt anthocyaninführende Zellen. (19. 6. 1924, Vilsandi, Saaremaa.) — Blühende Exemplare untersuchte ich von einer kleinen Insel unweit Kassar (Hiiumaa). Hierbei fand ich oft ebenso geringe Anthocyaninmengen, wie bei den schon beschriebenen Exemplaren, oder aber die oberen Stengelteile waren mehr oder minder violettfarbig. Bei Pflanzen, die reife Früchte trugen, hatten sich reichlich absterbende Blätter gebildet. Diese erwiesen sich gewöhnlich als intensiv gelb gefärbt und enthielten bloss Xanthoplasten und gelbe Öltropfen. Einige Exemplare hatten dagegen in ihren noch reichlich Chlorophyll enthaltenden Blättern Anthocyanin gebildet. Bei diesen Pflanzen waren auch violettrote Herbstblätter entstanden, die Anthocyanin in den subepidermalen Zellen führten. (13. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.) — Bei dieser überwinternd-einjährigen Pflanze verhalten sich also die überwinternden Blätter anders, als die „Sommerblätter“. Während die ersteren gewöhnlich wie A [(1)(1)] auftreten, verhalten sich die „Sommerblätter“ wie A [(1)(1)(1)].

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

1) Gertz, O., „Studier“, p. 172.

2) Mohl, H. v., Unt. über d. wint. Färb. d. Blätter, p. 392.

(112 a) *Cardamine bellidifolia* L.

Diese Pflanze beobachtete Th. Wulff¹⁾ auf Spitzbergen und fand, dass sie dort an trockenen sandigen Standorten bzw. am Meeresstrande in allen Teilen stark rotviolett gefärbt auftritt, dass sie aber auf feuchtem nährstoffreichem Boden pigmentfrei ist. Aus diesen Angaben darf man schliessen, dass die Pflanze auf Spitzbergen als iA [111] auftritt und unter günstigeren Bedingungen wohl auch andere P.-Kombinationen aufweist.

113. *Hutchinsia petraea* (L.) R. Br.

Diese Pflanze kann auf trockenen Alvar-Triften sehr stark pigmentiert auftreten. Sowohl junge wie blühende Exemplare besitzen eine eigenartige dunkle bräunlichviolette Färbung, und zwar fand ich so gefärbt sowohl Stengel als Blätter und auch die unreifen Schötchen. Nachdem die Samen gereift sind, werden die Pflanzen intensiv violettrot und haben so ihren Entwicklungszyklus abgeschlossen. Bei diesen permanentroten Exemplaren (Taf. II, B) fand ich im Stengel die Epidermis farblos, — die peripheren Zellen der primären Rinde führten intensiv violetten Zellsaft. In den Blättern war die Epidermis ebenso farblos, und auch hier führten subepidermale Zellen der Blattober- und Unterseite reichlich Anthocyanin. In den Schötchen sind es die peripheren Schichten des Mesokarps, die violetten Zellsaft enthalten. (11. 6. 1924, Kaugatoma-pank, Saaremaa.) — Dass diese Pflanze nicht nur als iA [111] auftritt, ist sicher, denn ich beobachtete an günstigeren Standorten hochwüchsere Exemplare, die im Sommer in der Regel rein grün gefärbt waren, jedoch besitze ich nicht Beobachtungen über das Verhalten dieser Exemplare im Frühjahr und im Herbst.

Beob. P.-Komb.: iA [111]

114. *Draba incana* L.

Die überwinterten Rosetten dieser Pflanze untersuchte ich Anfang Juni. Hierbei zeigten sehr viele Blätter mehr oder minder intensive Rotfärbung, besonders auf der Unterseite. Am stärksten waren die ältesten Blätter der Rosette gefärbt. Ich fand violetten Zellsaft in den peripheren Schichten des Mesophylls. Die innersten Teile des Mesophylls, ebenso die Epider-

1) Wulff, Th., Bot. Beob. aus Spitzbergen, p. 45.

miszellen, waren anthocyaninfrei. Im Stengel enthielten violetten Zellsaft die peripheren Schichten der primären Rinde. (11. 6. 1924, Kaugatoma-pank, Saaremaa.)

Auf trockenen Alvar-Triften beobachtete ich bei blühenden Exemplaren in den noch chlorophyllreichen Blättern einen oft beträchtlichen Anthocyaningehalt in den subepidermalen Zellen. Wo bei derartigen Exemplaren absterbende Blätter auftraten (Rosettblätter, zum Teil auch Stengelblätter), erwiesen sie sich stets als mehr oder minder intensiv rötlich-violett gefärbt. In derartigen Blättern führen die Zellen des Palissadenparenchyms und die untersten Schichten des Schwammparenchyms violetten Zellsaft. Das Mesophyll enthält ausschliesslich Xanthoplasten. Der Stengel ist von den fast vertikalen Stengelblättern stellenweise beschattet und in diesen Teilen grün, sonst ist er verhältnismässig stark violett gefärbt und führt Anthocyanin subepidermal lokalisiert. (3. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.) — Bei Exemplaren, die auf feuchterem Boden auftreten, fand ich nicht selten die blühenden und fruktifizierenden Pflanzen anthocyaninfrei. Absterbende Rosettenblätter und untere Stengelblätter waren bei ihnen rein gelb gefärbt und führten 4—6 μ messende Xanthoplasten. Hierbei fehlt aber den Pflanzen durchaus nicht das Vermögen Anthocyanin zu bilden, wie dies beschädigte Blätter beweisen, die eine intensive Rotfärbung zeigen. (3. 7. 1925, Keina, Hiiumaa.) — Bei *D. incana* verhalten sich also die überwinterten Blätter anders als die Sommerblätter. Während erstere in der Regel als A [(1)11] auftreten, ist für die Sommerblätter A [(1)(1)(1)] typisch.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

115. *Erophila verna* (L.) E. Mey.

Bei fruktifizierenden Exemplaren dieser Pflanze, die auf trockenem Kalkboden wuchsen, fand ich reichlichen Anthocyaningehalt sowohl in den Blättern als in dem Blütenschaft. Dieser war in seinen basalen Teilen am intensivsten gefärbt und führte violetten Zellsaft in der ersten Zellschicht direkt unter der farblosen Epidermis. In den Blättern dagegen führt die Pflanze Anthocyanin hauptsächlich in den Epidermiszellen (mit Ausnahme der Schliesszellen).¹⁾ (11. 6. 1924, Kaugatoma-pank, Saaremaa.)

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 178.

116. *Turritis glabra* L.

Die im Juni untersuchten Exemplare enthielten in den jungen Blättern mehr oder minder reichlich Anthocyanin. Die Blattspreite führt violetten Zellsaft in allen Epidermiszellen ausser den Schliesszellen, die farblosen Zellsaft enthalten. Die peripheren Schichten des Mesophylls sind besonders auf der Blattunterseite stark pigmentiert. Da diese Blätter fast vertikal nach oben gerichtet sind, so ist gerade diese Blattfläche besonders stark den Aussenwirkungen exponiert. Der Stengel ist ebenfalls anthocyaninführend. Es ist oft sehr deutlich zu sehen, dass die durch Blätter beschatteten Stengelteile rein grün geblieben sind. Anthocyanin befindet sich im Stengel hauptsächlich in der ersten Parenchymsschicht unter der farblosen Epidermis. (18. 6. 1924, Vilsandi, Saaremaa.) — Nach Gertz¹⁾ treten bei dieser Art oft rotgefärbte absterbende Blätter auf.

117. *Erysimum hieraciifolium* L. *virgatum* Roth.

Auf trockenen gut belichteten Standorten fand ich bei dieser zweijährigen Pflanze die im ersten Jahre gebildeten Rosetten schon im Juli stark anthocyaninhaltig. Nur die innersten (jüngsten) Blätter waren grün. Ihnen folgten solche, deren Blattspreite in der apikalen Hälfte deutlich braun bis braunrot angelaufen war. Weiter nach unten zu folgten Blätter, die bräunlichrot, zuletzt solche, die rot gefärbt waren. In den Blättern, die noch Chloroplasten enthielten, fand ich Anthocyanin im Zellsaft der peripheren Zellschichten des Mesophylls. (13. 7. 1925, Keina, Hiiumaa.) — Gertz²⁾ beobachtete bei *E. hieraciifolium* im Frühjahr eine so reichliche Anthocyaninbildung in den oberirdischen Organen, dass diese fast schwarz erschienen; der violette Zellsaft befand sich in den peripheren Zellschichten des Mesophylls.

Im Sommer fand ich die Pflanze gewöhnlich grün gefärbt, jedoch war schon im Juli deutlich zu sehen, wie die Anthocyaninbildung in den noch grünen Blättern beginnt und wie sich gleichzeitig mit der Bildung der Zellsaftpigmente der Chlorophyllgehalt vermindert, bis schliesslich intensiv rote Blätter entstehen und sich mittels einer Trennungsschicht loslösen. Derartige

1) Gertz, O., „Studier“, p. 179.

2) Gertz, O., „Studier“, p. 179.

rote Blätter habe ich mehrmals untersucht. Anthocyanin fand ich in ihnen stets reichlich in den peripheren Zellschichten des Mesophylls. Die Epidermiszellen und die zentralen Zellschichten der Lamina führen farblosen Zellsaft. Die Mesophyllzellen enthalten ausserdem intensiv gelb gefärbte Xanthoplasten. Auch die Blattstiele führen violett gefärbten Zellsaft in subepidermaler Lokalisation. (19. 6. 1924, Vaika-Inseln, Saaremaa; 23. 6. 1924, Harrilaid, Saaremaa; 13. 7. 1925, Keina, Hiiumaa.)

(117a) *Braya supina* (L.) Koch.

Aus vorhandenen Angaben von Gertz¹⁾ ist zu ersehen, dass diese Pflanze auf Öland nicht selten als iA [111] auftritt.

Resedaceae.

118. *Reseda alba* L.

119. *R. complicata* Bory.

120. *R. lutea* L.

121. *R. odorata* L.

122. *R. virgata* Boiss. et Reut.

Alle diese Arten fand ich stets anthocyaninfrei. Die rötliche Färbung ihrer vegetativen Organe, die unter gewissen Umständen auftritt, rührt her von einem Hämatokarotinoid, das sich in Chromoplasten bildet. Zuerst wurden die Chromoplasten hier von Gertz²⁾ bei *R. lutea* und *R. odorata* beobachtet. Ich konnte beweisen, dass das Hämatokarotinoid der *Reseda*-Arten Rhodoxanthin ist³⁾. Im Botanischen Garten in Tartu waren die Blätter dieser Arten in erwachsenem Zustand pigmentfrei, führten aber in der Jugend nicht selten mehr oder minder reichlich Rhodoxanthin. Da durch Ringelungsversuche bei allen diesen Arten Hämatokarotinoidbildung ausgelöst wurde, so ist damit bewiesen, dass den Blättern, auch nachdem sie grün geworden sind, das Vermögen Hämatokarotinoid zu bilden nicht fehlt. In Tartu behielten die Blätter aller genannten *Reseda*-Arten bis zum Spätherbst ihre grüne Färbung, zuletzt verfielen sie den Nachtfrösten. Wie sich die Pflanzen in ihrer Heimat

1) Gertz, O., „Studier“, p. 178.

2) Gertz, O., „Studier“, p. 181.

3) Lippmaa, Th., Das Rhodoxanthin, p. 19.

verhalten, ist leider unbekannt. Man kann vermuten, dass sich bei den *Reseda*-Arten die Pigmentkombinationen C (111), C [1(1)1], C [(1)(1)(1)] und C [1(1)(1)] vorfinden werden. Nie beobachtete ich bei den *Reseda*-Arten Anthocyaninbildung, auch Gertz fand *R. odorata* und *R. lutea* anthocyaninfrei. Die Angabe von Wheldale Onslow¹⁾, dass diese beiden Arten Anthocyanin in den Blättern bilden können, beruht wohl auf mangelhaften Beobachtungen.

Droseraceae.

123. *Drosera rotundifolia* L.

Die eigenartigen Winterknospen dieser Art sind bereits von Nitschke beschrieben und abgebildet worden²⁾, jedoch schreibt dieser vorzügliche Beobachter nichts über die Färbung dieser

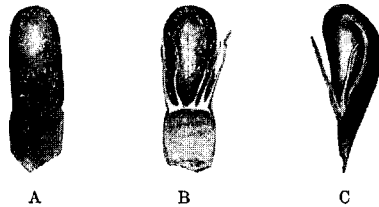


Fig. 1. Überwinternde Blätter von *Drosera rotundifolia* (A — Unterseite, B — Oberseite und C — Seitenansicht). Vergr. 5 mal.

Bildungen. Indes ist diese auffällig genug, besonders bei derartigen Exemplaren, die sich auf nacktem Torfboden befinden. — In der Mitte der absterbenden diesjährigen Rosette hat sich die neue Terminalknospe (Rosette) gebildet, die aus intensiv braunrot gefärbten Blättchen besteht, deren Bau aus obenstehender Abbildung (Fig. 1, A—C) ersichtlich ist. Die Blattunterseite, die besser belichtet ist, ist am pigmentreichsten. Querschnitte durch die Spreite zeigen, dass die Epidermis der Blattunterseite ganz kontinuierlich roten Zellsaft führt. Die Epidermiszellen der Blattoberseite führen gleichfalls roten Zellsaft, nur ist hier die Konzentration des Farbstoffes geringer. Das Mesophyll enthält ganz unregelmässig sowohl anthocyaninfreie als anthocyaninführende Zellen. Der verhältnismässig breite Blattstiel enthält

1) Wheldale Onslow, The Anthocyanin Pigments of Plants, p. 20.

2) Nitschke, Bot. Ztg., 18. Jahrg. 1860, p. 57, Taf. II, 7.

ebenfalls roten Zellsaft, wobei ganz dieselbe Lokalisation des Pigments gefunden wurde wie in der Spreite. Von den Epidermiszellen sind nur die Schliesszellen der Spaltöffnungen anthocyaninfrei. (12. 10. 1925, Tooma, Vägeva.) — Angaben über Anthocyaninlokalisierung in den Tentakeln sind bei Gertz¹⁾ zusammengestellt worden.

Die Blätter von *D. rotundifolia* sind im Sommer grün gefärbt und die Spreite, ausgenommen die Tentakeln, oft anthocyaninfrei. Im Herbst habe ich keine Anthocyaninbildung in den absterbenden Blättern beobachtet.

Beob. P.-Komb.: A[1(1)(1)]

124. *Drosera anglica* Hud s.

Diese Art verhält sich der vorigen sehr ähnlich, nur sind die Knospen länglich und oft schwächer pigmentiert. Was die Lokalisation des Pigments betrifft, so fand ich auch hier sowohl in der Blattspreite als im Blattstiel die Epidermiszellen und auch die Zellen des Mesophylls anthocyaninführend. (12. 10. 1925, Tooma, Vägeva.)

Crassulaceae.

125. *Sedum acre* L.

Bei den überwinternden beblätterten Trieben sind sowohl Blätter als Achse in den belichteten Teilen oft mehr oder minder intensiv rotfarbig, in beschatteten Teilen aber grün. Die Blätter führen roten Zellsaft ganz kontinuierlich in den Epidermiszellen, nur die Schliesszellen der Stomata besitzen farblosen Saft. Dagegen führen die Zellen in der Umgebung der Spaltöffnungen gewöhnlich besonders reichlich Anthocyanin. Bei Blättern, die die grüne Färbung annehmen, verschwindet das Anthocyanin zuerst in den von den Stomata am meisten entfernten Blatteilen; so erscheinen die Blätter dann rot punktiert, wobei sich in jedem derartigen roten Zellkomplex eine oder mehrere Spaltöffnungen befinden. Auch Mesophyllzellen können im Blatte mehr oder weniger anthocyaninreich sein. Der Stengel führt Anthocyanin auf der belichteten Seite in den Epidermiszellen und dem aus diesen hervorgehenden Periderm. Auch die Zellen der primären Rinde führen oft roten Zellsaft. (11. 6. 1924, Kaugatoma, Saaremaa.)

1) Gertz, O., „Studier“, p. 185—187.

Bei Pflanzen, die im Blühen begriffen waren, fand ich die Blätter grösstenteils rein grün, nur die untersten Blätter und der Stengel führten geringe Mengen von Anthocyanin. Die Lokalisation des roten Zellsaftes war dieselbe, wie bei den oben beschriebenen Exemplaren. (2. 6. 1925, Petseri.) — Nachdem die Früchte fast reif geworden waren, fand ich die Blätter an den vertikalen Trieben im unteren Teil mehr oder weniger rotfarbig, jedoch enthielten dieselben stets nur geringe Mengen von Anthocyanin, grösstenteils waren die Blätter rein gelb gefärbt. In den geröteten Blättern fand ich Anthocyanin in den Epidermiszellen (nicht kontinuierlich) und in den subepidermalen Zellen. Auch hatten sich reichlich Xanthoplasten und gelbe Öltropfen gebildet. — Die gelben „Herbstblätter“ enthielten nur Xanthoplasten und Öltropfen und führten farblosen Zellsaft.¹⁾

Beob. P.-Komb.: A [(1)1(1)..(1)]

126. *Sedum album* L.

Diese Art ist durch ganz besonderen Anthocyaninreichtum ausgezeichnet und ist deshalb von mehreren Autoren untersucht worden.²⁾ Ich beobachtete diese Pflanze im Juni, bevor sie noch zu blühen begann. Die Blätter sind stark rötlich, fast karminrot, besonders an den jüngeren fast kugeligen Rosetten, jedoch ist die Rotfärbung nicht kontinuierlich, sondern die roten Zellkomplexe liegen in farbloser Epidermis und umschliessen die Spaltöffnungen. Auch die Mesophyllzellen führen nicht selten Anthocyanin. Die Stengel enthalten roten Zellsaft in den Epidermiszellen oder im Periderm, das aus diesen hervorgeht. Das zweite Anthocyaninmaximum befindet sich im Stengel in der Umgebung der Gefässbündel. Die Blätter, die überwintert haben, werden im Sommer grün. Ebenso können die neuentwickelten, in dieser Jahreszeit sich bildenden Blätter ganz grün gefärbt sein.

Die absterbenden Blätter sind gelb gefärbt, oder aber sie weisen eine rote Färbung auf und enthalten Anthocyanin in den Epidermis- und Mesophyllzellen. Auf den Alvartriften tritt diese Pflanze nicht selten permanentrot auf. (Ins. Kassaar, 1925.)

Beob. P.-Komb.: A [(1)1(1) . . (1)]; iA [111 . . 1]

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 187—188.

2) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 189.

127. *Sedum hybridum* L.

Diese Art untersuchte ich im Nord-Altai. Sie verhält sich ähnlich den eben beschriebenen *Sedum*-Arten, nur scheinen die Blätter sich gewöhnlich nicht über ein Jahr zu erhalten. Im Winter und im Frühling sind die Blattrosetten, die sich an den Spitzen der Stengelverzweigungen befinden, prachtvoll dunkelviolett gefärbt. Wegen der geringen Schneedecke auf den südlichen Abhängen bei Tschemal sind sie auch in der kalten Jahreszeit oft blossgelegt und dann besonders auffallend. — Ende März fand ich die Blätter noch in schönster Winterfärbung. Die roten Blätter führen violetten Zellsaft in den Epidermiszellen der Blattober- und Unterseite. Auch die Mesophyllzellen enthalten nicht selten ebenso gefärbten Zellsaft, wobei die roten Zellen ohne jede Regelmässigkeit auftreten. (26. 3. 1921, Tschemal, Altai.) — Im April beginnen die Blätter zu grünen (13. 4. 1921), und in der zweiten Hälfte dieses Monats waren die Pflanzen schon rein grün geworden, nur die Stengel waren mehr oder weniger rötlich gefärbt. — Absterbende Blätter befinden sich reichlich an den Pflanzen, die halbreife Früchte tragen. Die Blätter sind oft gelb gefärbt, können aber auch rot sein. — Die überwinternden, im Sommer gebildeten Blätter fand ich schon Anfang August mehr oder minder deutlich rötlichviolett gefärbt. Einige Tage später war die Winterfärbung schon vollständig ausgebildet. (15. 8. 1920, Tschemal, Altai.)

(127a) *Tillaea aquatica* L.

Nach den Angaben, die bei Gertz¹⁾ zusammengestellt sind, zu urteilen, scheint diese Art ausserhalb des Wassers gewöhnlich als iA [111] aufzutreten.

Saxifragaceae.128. *Bergenia cordifolia* (L.) Sternb. (*Saxifraga crassifolia* L.)

Diese Pflanze beobachtete ich im Nord-Altai (Tschemal) während mehrerer Vegetationsperioden. Sie tritt dort oft massenhaft auf den felsigen, aus Chloritschiefer bestehenden Abhängen auf, und zwar sowohl oberhalb der Baumgrenze, wie in der *Larix sibirica*- und der *Pinus silvestris*-Höhenstufe. Die Pflanze liebt

1) Gertz, O., „Studier“, p. 193.

freiliegende Berggipfel und Bergrücken und bildet ausgedehnte Bestände, insbesondere an der oberen Grenze der nach Norden zu gerichteten Abhänge. — Schon im September beginnen ihre überwinternden Blätter sich zu röten und behalten diese Färbung während des Winters bei, einerlei ob sie sich unter einer Schneedecke befinden oder blossgelegt sind. Die schlaffen Blätter sind hierbei äusserst intensiv braunrot, und da ihre Grösse beträchtlich ist, stehen sie in schönem Kontrast mit dem grünlichen Felsen. Bei näherer Betrachtung stellt es sich heraus, dass stets nur die freiliegenden Blatteile so gefärbt sind, die bedeckten Teile dagegen eine tiefgrüne Färbung besitzen. Die Grenze zwischen diesen Teilen ist oft äusserst scharf. Bei mikroskopischer Untersuchung dieser Blätter fand ich in der Epidermis der Blattoberseite farblosen Zellsaft, während die untere Epidermis nicht selten Anthocyanin führt. Die Zellen des Palissadenparenchyms zeigen in der äusseren Schicht violettroten Zellsaft. Ein zweites Anthocyaninmaximum befindet sich in den Mesophyllzellen in der Nähe der unteren Epidermis. Am Blattrand enthalten oft alle Mesophyllzellen Anthocyanin. (20. 4. 1921.) — Wenn die Schneedecke auf der Südseite der Abhänge schon grösstenteils verschwunden ist, bemerkt man bei den hier auftretenden Exemplaren eine deutliche Abnahme des Anthocyaningehaltes. (2. 4. 1921, *Pinus silvestris*-Höhenstufe.) In der *Larix sibirica*-Höhenstufe (ca 1000 m) fand ich dagegen Mitte April fast alle Exemplare tief braunrot, nur hingen die Blätter nicht mehr schlaff wie im Winter herab, sondern hatten sich grösstenteils aufgerichtet. Am 20. 4. 1921 waren die Blätter der beobachteten Exemplare auf der Krestowaja Gora (ca 1000 m) grünlich bis gelblich gefärbt: ihr Anthocyaningehalt war ganz gering. Allmählich treten so ganz eigenartig gefärbte Blätter auf, die Mischfärbungen zwischen gelbgrün und gelbroth aufweisen. (27. 4. 1921.) Beim Eintritt wärmerer Witterung nehmen die Blätter sehr bald ihre tiefgrüne Sommerfärbung an und werden in der Spreite anthocyaninfrei.

Mitte August beginnen sich die älteren Blätter, die schon 1—2 mal überwintert haben, zu bräunen. Es ist deutlich zu sehen, dass nicht nur das rote Pigment gebildet wird, sondern auch die grüne Färbung im Abnehmen begriffen ist. (12. 8. 1921.) — Nachdem sich beträchtliche Anthocyaninmengen gebildet haben und das Chlorophyll gleichzeitig abgebaut worden ist,

entstehen schöne karminrote Herbstblätter, die sich durch ihre grelle Färbung von den Winterblättern scharf unterscheiden. So gefärbt sind jedoch nur die belichteten Blatteile, die beschatteten sind auch jetzt anthocyaninfrei, nur erscheinen sie nicht wie bei den Winterblättern grün, sondern wegen des Chlorophyllschwundes intensiv gelb gefärbt. (18. 8. 1921, Krestowaja Gora.) — Im Zeitraum vom 20. bis zum 30. August traten die roten Herbstblätter massenhaft auf. — Anfang September waren sie aber verschwunden; sie hatten sich in braune verdorrte Blattreste verwandelt. (9. 10. 1921.) — Gleichzeitig sieht man, dass die überwinternden Blätter die bräunliche Winterfärbung annehmen. Hierbei ist es aber merkwürdig, dass gerade Exemplare in südlichen mehr besonnten Lokalitäten sich zuerst röten. Ende Oktober fand ich *Bergenia cordifolia* überall, auch auf den nach Norden gerichteten Abhängen, tief braunrot gefärbt. (25. 10. 1921.) — Also tritt bei dieser Pflanze die Rotfärbung periodisch auf. Ganz junge Blätter sind gewöhnlich grün gefärbt, — bedauerlicherweise habe ich sie nicht näher untersucht.

Rote Herbstblätter untersuchte ich ferner bei Exemplaren im Bot. Gart. in Tartu. Hierbei fand ich ebenfalls Anthocyanin in Zellen des Palissaden- und Schwammparenchyms und zum Teil auch in Zellen der unteren Epidermis. (3. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [(1)1(1)..1]

(128 a) *Saxifraga flagellaris* Willd.

Diese Art ist nach Th. Wulff¹⁾ auf Spitzbergen durch ganz ausserordentlichen Anthocyaninreichtum ausgezeichnet. „Mit Ausnahme der schwefelgelben Blume“, schreibt Th. Wulff, „ist die ganze Pflanze leuchtend karmesinrot. Die grundständige, dichte Blattrosette, der kurze, mit angedrückten Blättern versehene, blütentragende Stengel, die zahlreichen Ausläufer und die an den Enden derselben befindlichen Brutknospen — also sämtliche vegetative Organe sind von einer wirkungsvollen, leuchtend roten Farbe“. Anthocyanin führen im Blatte die Epidermiszellen, im Stengel fand Wulff roten Zellsaft subepidermal lokalisiert.

P.-Komb.: iA [111]

1) Wulff, Th., Bot. Beob. aus Spitzbergen, p. 41.

129. *Saxifraga granulata* L.

Junge überwinterte Exemplare dieser Pflanze fand ich fast stets stark rotfarbig, und zwar sowohl Blattspreiten als Blattstiele. Das violettrote Zellsaftpigment befindet sich in den Epidermiszellen und vereinzelt Schwammparenchymzellen. (30. 4. 1923, unweit Tartu.) — Die untersten Blätter der Rosette werden, nachdem sie überwintert haben, gewöhnlich nicht mehr grün, sondern das in ihnen vorhandene Chlorophyll wird abgebaut und die nachbleibenden Xanthokarotinoide, zusammen mit dem Zellsaftpigment, bedingen die intensive karminrote Färbung derselben. In derartigen absterbenden Blättern befindet sich der violettrote Zellsaft in der Blattspreite in den Epidermiszellen und zum Teil auch in den Zellen des Schwammparenchyms. Im Blattstiel führen Anthocyanin Epidermiszellen und subepidermale Zellschichten. Junge Blätter, die im Sommer grün werden, sind noch in geringerer oder grösserer Ausdehnung braunrot gefärbt. Bei den jüngsten Blättern mit wenig entwickelter Spreite ist diese, besonders auf der morphologischen Unterseite, anthocyaninführend, während der Blattstiel in den unteren Teilen weisslich, in den oberen aber ebenfalls rötlich erscheint. Anthocyanin führen die jungen Blätter in den Epidermiszellen (die Schliesszellen haben farblosen Zellsaft). Bei fast ausgewachsenen Blättern enthalten gewöhnlich nur die Epidermiszellen der apikalen Teile der Blattlappen Anthocyanin. (5. 5. 1925, unweit Tartu.) — Bei blühenden Exemplaren sind die Blätter der Rosette und ebenfalls die unteren Stengelblätter vollständig grün und anthocyaninfrei, und zwar sowohl in der Lamina (auch am Blattrande) wie im Blattstiel. Nur in der Blattspreite der oberen Stengelblätter findet sich roter Zellsaft in Epidermiszellen der Randpartien. — Nach Literaturangaben zu urteilen¹⁾, werden die Blätter von *Saxifraga granulata* vor dem Absterben im Herbst rot, ich habe leider die Herbstblätter nicht beobachtet. Also verhalten sich die Blätter einer und derselben Pflanze verschieden, je nachdem ob sie überwintern oder aber sich nur während eines Sommers erhalten. Die ersteren verhalten sich wie A [(1)1], die letzteren aber wie A [1(1)1].

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

1) Gertz, O., „Studier“, p. 201.

130. *Saxifraga tridactylites* L.

Diese Pflanze tritt auf trockenen gut belichteten und windigen Standorten als permanentrote Form auf. — Dass diese Art sich jedoch unter Umständen auch anders verhält, lehrten Exemplare, die in nach Norden gerichteten Felsspalten bei Tupenurme (Insel Muhu) beobachtet wurden (Taf. II, A₁) und die Anfang Juli vollständig grün waren. Jede Pflanze trug ca 5—10 Blüten, bei einer Gesamthöhe von ca 10—15 cm. Nur die basalen Stengelpartien führten Anthocyanin. (5. 6. 1924.) — Auf trockenen Alvartriften wachsende Pflanzen (Taf. II, A₂) waren im Juni äusserst intensiv braunrot gefärbt, und zwar am stärksten der Stengel, die Blätter der Rosette und die Blätter am unteren Stengelteil, während die Kelchblätter und Fruchtkapseln fast grün waren. Diese Exemplare waren nur 2—4 cm hoch und trugen 1—2 Fruchtkapseln. Im Stengel führten die subepidermalen Parenchymzellen, besonders die erste Zellschicht, reichlich Anthocyanin, die Epidermiszellen nur stellenweise. In den Blattspreiten dagegen führten die Epidermiszellen karminroten Zellsaft, das Mesophyll enthielt nur Anthocyaninidioblaste, besonders in der Nähe der Gefässbündel. (4. 6. 1924, Tupenurme, Ins. Muhu.)

Bei der Fruchtreife wird auch der Kelch und besonders die zweihörnige Kapsel intensiv violettrot. Da gleichzeitig Chlorophyllabnahme eintritt, so färbt sich zuletzt die ganze Pflanze leuchtend karminrot. Manche Exemplare sind bereits verdorrt. In den roten Blättern führen die Epidermiszellen Anthocyanin, zum Teil enthalten dieses auch die Mesophyllzellen¹⁾. (19. 6. 1924, Vilsandi, Saaremaa.)

Beob. P.-Komb.: iA [111]

131. *Chrysosplenium alternifolium* L.

Diese Pflanze tritt oft ganz frei von roten Pigmenten auf. Gertz vermutete anfangs, dass dieser Pflanze das Vermögen fehle Anthocyanin zu bilden, fand aber nachher²⁾, dass die Exemplare vom Wiener Schneeberg in den basalen Stengelteilen subepidermal lokalisierte Anthocyaninidioblaste führten, die besonders reichlich in der Umgebung von Gefässbündeln auftraten.

1) Vergl. auch Gertz, O., „Studier“, p. 204.

2) Gertz, O., Om anthocyan hos alpina växter, I, p. 159—160.

Die Blattspreiten fand er stets anthocyaninfrei. Diese letztgenannten Beobachtungen von Gertz kann ich bestätigen. Bei Exemplaren, die im April untersucht wurden, fand ich die Spreite anthocyaninfrei, der Stengel führte rosaroten Zellsaft in der primären Rinde; die Epidermiszellen enthielten farblosen Zellsaft. Absterbende Blätter sind anthocyaninfrei.

Beob. P.-Komb.: A [000]

132. *Parnassia palustris* L.

Die im Juni untersuchten Exemplare dieser Pflanze besaßen bereits Blätter, deren Spreite die normale Grösse erreicht hatte. Alle Teile der Lamina, auch der Blattrand und die Nervatur, erwiesen sich als durchaus anthocyaninfrei. Der Blattstiel dagegen führte Anthocyanin, und zwar besonders reichlich in seiner basalen Hälfte. Roten Zellsaft enthielten hier Epidermiszellen und die Zellen des Parenchyms von den Gefässbündeln bis zur Epidermis. Die Blätter waren stellenweise beschädigt, die Spreite hatte sich an diesen Stellen gelb gefärbt, — nie war hierbei eine Anthocyaninbildung zu beobachten, wie sie bei derartigen Blättern anderer Pflanzen nicht selten ist. (19. 6. 1925, Vägeva.) — Die blühenden Exemplare, die ich untersuchte, besaßen ebenfalls rein grüne anthocyaninfreie Blattspreiten. Die Blattstiele und der basale Teil des Stengels waren rötlich gefärbt und führten Anthocyanin sowohl in den Epidermiszellen wie in dem gesamten parenchymatischen Gewebe. Es ist von Interesse, dass hier die anthocyaninführenden Zellen sehr unregelmässig auftreten und überall von Zellen mit farblosem Inhalt begleitet werden. Eine gewisse Regelmässigkeit konnte man vielleicht nur darin erblicken, dass die Anthocyaninidioblasten besonders reichlich in der Nähe der Gefässbündel auftraten. Auch bei ganz jungen Blättern, deren Spreite nur 1—2 mm misst, ist diese immer anthocyaninfrei. (19. 8. 1925, unweit Tartu.)

Exemplare mit halbreifen und reifen Früchten haben gelbe Herbstblätter gebildet. Die Blattspreite führt im Mesophyll ca 1,5 μ messende, blassgelbe, oft in Ballen angesammelte Xanthoplasten; der Zellsaft ist stets farblos. Die Blattstiele dagegen sind auch jetzt anthocyaninführend, nur ist der Anthocyanin-gehalt oft ganz gering. (20. 9. 1925, unweit Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [000]

(132a) *Jamesia americana* Torr. u. Gray.

Nach Angaben von Gertz¹⁾ führen sowohl junge als absterbende Blätter dieser Pflanze Anthocyanin. Während bei den ersterwähnten Blättern die Epidermiszellen den gefärbten Zellsaft enthalten, führen die Herbstblätter das rote Pigment subepidermal lokalisiert.

133. *Ribes alpinum* L.

Diese Pflanze enthält in den jungen Blättern nicht selten Anthocyanin, jedoch fand ich die Färbung nie gut ausgeprägt, — es war vielmehr nur eine Andeutung der Rotfärbung zu sehen. Die mehr vertikalen Blätter zeigten auf der Blattunterseite reichlicher roten Zellsaft, als auf der Oberseite. Anthocyanin führen die Epidermiszellen. (12. 5. 1923, unweit Tartu.) — Im Sommer sind die Blätter frei von rotem Pigment, nur die Blattstiele enthalten zuweilen in den Epidermiszellen der basalen Teile Anthocyanin. Die Grösse der Chloroplasten in den Mesophyllzellen beträgt ca 4 μ . (4. 8. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Die Herbstblätter von *R. alpinum* fand ich stets gelb, oft sogar weisslichgelb gefärbt. Diese blasse Färbung dürfte davon herrühren, dass bei dieser Pflanze die Xanthokarotinoide leicht oxydiert werden. Gut ausgebildete Xanthoplasten sind deshalb nicht zu beobachten, und die Querschnitte durch die Herbstblätter erscheinen oft fast farblos. Die Blattspreite fand ich stets anthocyaninfrei. Der Blattstiel ist in der Regel frei von roten Pigmenten, in manchen Fällen war er dennoch etwas rosa angelauten und enthielt rötlichen Zellsaft in den Epidermiszellen. (10. 10. 1925, Tapa; 11. 10. 1925, Kunda.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]; A [(1)(1)0]

Hamamelidaceae.

(133a) *Liquidambar styracifluum* L.

Diese im atlantischen Nordamerika einheimische Pflanze ist von mehreren Autoren²⁾ in europäischen botanischen Gärten untersucht worden. Sowohl Frühlingsblätter wie Herbstblätter sind durch reichlichen Anthocyaningehalt ausgezeichnet, wobei

1) Gertz, O., „Studier“, p. 206.

2) Gertz, O., „Studier“, p. 210.

der rote Zellsaft in beiden Fällen im Palissadenparenchym auftritt. Die Pflanze verhält sich also wie A [1(1)1].

Rosaceae.

(133b) *Spiraea sorbifolia* L.

Bei dieser Pflanze führen die jungen Blätter im Frühling roten Zellsaft in den Epidermiszellen (Gertz) oder im Mesophyll. Auch die Herbstblätter sind oft rot gefärbt und enthalten ebenfalls Anthocyanin. Also verhält sich *S. sorbifolia* wie A [1(1)1].

134. *Spiraea trilobata* L.

Die jungen Blätter sind im Frühjahr in ihren apikalen Teilen rötlichbraun gefärbt, wie ich dies bei Exemplaren auf den Südhängen bei Tschamal (Nord-Altai) beobachten konnte. — Die Blätter dieser Pflanze werden nachher grün, im Herbst tritt aber wieder Anthocyaninbildung ein. Diese beginnt in noch grünem Blatte, und zwar am Blattrande und an der Blattspitze, und schreitet basipetal fort. Die beschatteten Blätter bilden kein Anthocyanin. Wegen gleichzeitigem Chlorophyllabbau entstehen aus den ersteren leuchtend rote, aus den letzteren aber rein gelbe Herbstblätter. (9. 10. 1921, Tschamal, Altai.) — Mikroskopisch habe ich die Pflanze nicht untersucht. Nach Gertz¹⁾ enthalten Exemplare in Lund epidermal lokalisiertes Anthocyanin.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

135. *Spiraea media* Schmidt.

136. *Spiraea chamaedrifolia* L.

Diese *Spiraea*-Arten verhalten sich wohl ebenso wie *S. trilobata*. Im Altai beobachtete ich bei beiden Arten rotgefärbte Herbstblätter. (9. 10. 1921, Tschamal, Altai.)

137. *Cotoneaster vulgaris* L. *nigra* Wahlenberg.

Bei dieser Pflanze, die auf den Südhängen bei Tschamal (Altai) reichlich auftritt, sind die Herbstblätter äusserst intensiv karminrot gefärbt. Schon in grünem Blatte beginnt die Anthocyaninbildung, und die Blätter werden auf der Oberseite stellenweise fast schwarz. (11. 8. 1921, Tschamal.) — Nachher verschwin-

1) Gertz, O., „Studier“, p. 211.

det das Chlorophyll und die Blätter werden intensiv rot, es nur in belichteten Teilen, während die beschatteten Blatteile rein gelbe Färbung aufweisen. (25. 8. 1921, Tschemal.) — Es ist wohl nicht zu bezweifeln, dass die Pflanze als A[1(1)1] auftritt, es fehlen mir aber Beobachtungen über das Vorhandensein von Anthocyanin in jungen Blättern.

138. *Cotoneaster vulgaris* L. *integerrima* Medicus.

Junge Blätter führen rotes Pigment hauptsächlich auf der Blattunterseite (die Blätter stehen zu dieser Zeit mehr oder weniger aufrecht, die Blattunterseite ist also gut belichtet). Roten Zellsaft fand ich in den peripheren Zellschichten des Schwammparenchyms¹⁾. (17. 5. 1923, Irboska, Petserimaa.)

Eine Pflanze, die zu der f. *integerrima* gehören dürfte, wurde im Sommer 1925 aus N. Estland in den Bot. Garten in Tartu verpflanzt. Die anfangs grünen Blätter färbten sich bald dunkler, was durch das sich bildende Anthocyanin hervorgerufen war. Weiter fand eine gleichzeitige Anthocyaninbildung und Chlorophyllzerstörung statt, und zuletzt entstanden zinnober- bis orangefarbene „Herbstblätter“. In den braungefärbten Blättern fand ich die Epidermiszellen farblos. In jeder Palissadenzelle waren zwei grosse Vakuolen zu sehen, die die beiden Zellhälften einnahmen und rosaroten Zellsaft enthielten. Die Chloroplasten befanden sich in diesen Zellen sowohl an Aussen- wie an Innenwänden. Die tieferen Schichten führten farblosen Zellsaft und grüne Chloroplasten, nur die untersten Schichten des Schwammparenchyms enthielten ebenfalls roten Zellsaft, wobei die Konzentration des Farbstoffes wohl kaum geringer war als in den Palissadenzellen. Der Blattstiel führte ebenfalls Anthocyanin subepidermal lokalisiert. Die roten Blätter wiesen ganz dieselbe Pigmentlokalisation auf, nur waren aus den Chloroplasten Xanthoplasten hervorgegangen. (26. 6. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Diese Pflanze bildete nachher nochmals Blätter, die wiederum rote Herbstblätter lieferten. Bei ihnen fand ich alles vorher Mitgeteilte bestätigt. (26. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A[1(1)1]

1) Dieselbe Pigmentlokalisation wird von Gertz angegeben (Gertz, O., „Studier“, p. 213).

139. *Pirus aucuparia* (L.) Gaertn.

Die Knospenschuppen führen in den dickwandigen Epidermiszellen und in den peripheren Schichten des subepidermalen Kollenchyms roten Zellsaft. (8. 4. 1925, Tartu.) — Die geöffneten Knospen, die zusammen mit den jungen herausragenden Blattspreiten ca 3—4 cm messen, enthalten in den Knospenschuppen ebenso lokalisiertes Anthocyanin, oder aber dieses tritt nur in den 2—4 äussersten Kollenchymschichten auf. (24. 4. 1925, Tartu.) — Mitte Mai fand ich die Knospenschuppen grösstenteils vertrocknet, abgefallen oder im Loslösen begriffen. Die kleinen dickwandigen Epidermiszellen führen auch jetzt Anthocyanin, jedoch sind viele Zellen abgestorben und mit gelblichem Inhalt angefüllt. Die tiefer folgenden Kollenchymzellen führen ebenfalls in den 2—4 äussersten Schichten reichlich Anthocyanin. Die Parenchymzellen, die dem Kollenchym folgen, enthalten anstatt Chloroplasten gelbe Xanthoplasten, oder aber es sind die Plastiden zerstört. (14. 5. 1925, Elva.) — Die Knospenschuppen verhalten sich also wie A[111].

Schon in der Knospe können die Blattanlagen Anthocyanin enthalten, und zwar beobachtete ich Zellen mit rotem Zellsaft in der Nähe der Gefässbündel. (8. 4. 1925, Tartu.) — Die jungen Blätter, deren basale Teile noch von den Knospenschuppen verdeckt sind, führen oft reichlich Anthocyanin, und zwar vorwiegend in der Nervatur der Blattunterseite. Anthocyanin findet sich hier in den Epidermiszellen, jedoch auch Mesophyllzellen führen oft roten Zellsaft in der Nähe der Gefässbündel. Die Nebenblätter und der Blattstiel sind anthocyaninfrei. (24. 4. 1925, Tartu.) — Besonders schön ist die Anthocyaninbildung in den Frühlingsblättern jüngerer, bloss einige Meter hoher Individuen. Das ganze Blatt kann auf der Unterseite intensiv braunrot gefärbt sein. Die Lokalisation des Pigments ist wie bereits mitgeteilt. (20. 5. 1923, Irboska.) — Bei den Blättern, die ihre definitive Grösse erreicht haben, fand ich die Teilblättchen vollständig grün gefärbt und anthocyaninfrei (auch am Blattrande und in der Nervatur). Dagegen führen die Rhachis und der Blattstiel reichlich Anthocyanin in subepidermalen Zellen (Kollenchym). Die Epidermiszellen fand ich farblos. (Petseri, 2. 6. 1925.) — Nachher wird auch die Rhachis grünlich, nur oberhalb der Anheftungsstelle der Teilblättchen ist sie intensiv rot gefärbt. (8. 6. 1925, Tartu.)

Es haben sich bei jüngeren Bäumen Herbstblätter gebildet,

die in der Regel schön karminrot gefärbt sind. Die Blätter zeigen solche Färbung gewöhnlich nur auf der Oberseite, während die Blattunterseite gelblichrosa gefärbt ist. Am wenigsten pigmentiert erscheint die Nervatur. In der Blattspreite sind die Epidermiszellen konstant anthocyaninfrei. Die beiden Schichten der Pallissadenzellen enthalten ganz durchgehend violett- bis rosaroten Zellsaft. Die Zellen des Mesophylls sind gewöhnlich farblos, sie enthalten reichlich Xanthoplasten (ca 3—5 μ). Die Rhachis ist in der ganzen Länge auf der Oberseite rot gefärbt, besonders intensiv ist die Färbung oberhalb der Anheftungsstelle jedes Teilblättchens. Auch hier ist das Anthocyanin subepidermal lokalisiert. Der Blattstiel ist in seinem basalen Teil am intensivsten gefärbt. Anthocyanin tritt hier auch in den Epidermiszellen reichlich auf. (12. 8. 1923, unweit Tartu; 25. 8. 1925, Tooma.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

(139 a) *Photinia serrulata* Lindl.

Diese Pflanze wurde von Gertz im Bot. Garten in Lund untersucht. Junge Blätter führen Anthocyanin, ebenso auch ältere vor dem Abfallen. Die Lokalisation des Pigmentes war in beiden Fällen eine subepidermale¹⁾. Nach diesen Angaben zu urteilen, dürfte die Pflanze gewöhnlich als A [1(1)1] auftreten.

(139 b) *Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch.

Diese Pflanze ist von Gertz²⁾ im Bot. Garten in Lund untersucht worden. Die Blätter sind im Frühling rot gefärbt und führen Anthocyanin in den Zellen des Palissadenparenchyms. In den stark roten Herbstblättern beobachtete Gertz eine ebensolche Pigmentlokalisation.

140. *Crataegus sanguinea* Pall.

Bei dieser Art beobachtete ich im Altai schön rotes Herbstlaub. — Junge Blätter habe ich nicht untersucht. Beobachtungen an mehreren *Crataegus*-Arten im Bot. Garten in Tartu zeigten, dass bei Pflanzen dieser Gattung A [1(1)1] oft auftritt.

1) Gertz, O., „Studier“, p. 217, 218.

2) Gertz, O., „Studier“, p. 218.

141. *Rubus chamaemorus* L.

Die Niederblätter des unteren Stengelteilcs sind stark violettrot gefärbt. Intensiv ist diese Färbung in ihren apikalen Teilen, während die basalen mehr rosa bis weisslich erscheinen. Auch ist die Färbung auf der morphologischen Unterseite der Niederblätter besonders deutlich. Violettroten Zellsaft führen hier sowohl die Epidermiszellen als die Zellen des tieferliegenden Gewebes, wobei jedoch die Intensität der Rotfärbung in den ersteren viel grösser ist. (25. 5. 1925, Vägeva). — Mitte Juni fand ich die Niederblätter grösstenteils verdorrt, diejenigen aber, die nur zum Teil die postmortale Braunfärbung angenommen hatten, waren in den übrigen Teilen ebenso intensiv rosarot bis violettrot gefärbt, wie im Mai. (19. 6. 1925, Hochmoor bei Tooma, Vägeva.) Die Niederblätter verhalten sich wie A[111].

Die jungen Blätter führen ebenfalls reichlich Anthocyanin, besonders am Blattrande, in der Nervatur und auf der Blattunterseite. In der Spreite ist der Hauptsitz des roten Zellsaftes in den Epidermiszellen; am Blattrande führen auch viele subepidermale Zellen Anthocyanin. Die Parenchymzellen, die die Leitbündel umgeben, führen ebenfalls nicht selten roten Zellsaft. Der Blattstiel ist zu dieser Zeit noch wenig entwickelt und gewöhnlich grün gefärbt. Andere Exemplare, deren Blätter grösser sind, besitzen dunkel braunrote Blattstiele. Violettroten Zellsaft führen hier die Epidermiszellen, ausserdem sind die Gefässbündel von Anthocyanin enthaltenden Parenchymcheiden umgeben. Der Stengel ist gewöhnlich intensiv violettrot, besonders in seinen basalen Teilen. Anthocyanin führen Epidermiszellen und die Parenchymzellen der primären Rinde, die um den Zentralzylinder einen schönen gefärbten Ring bilden. (25. 5. 1925, Tooma.) — Die Exemplare, die ich Mitte Juni untersuchte, besaßen grösstenteils rein grüne Blätter, nur ein schmaler Streifen in der Nähe des Blattrandes war auch hier anthocyaninführend und enthielt roten Zellsaft in Epidermiszellen und dem subepidermalen Assimilationsgewebe. Die stark violettroten Blattstiele und Stengel führen Anthocyanin in bereits angegebener Lokalisation. (19. 6. 1925, Tooma.)

Zum Teil besitzen die Blätter ihre grüne Sommerfärbung, grösstenteils sind sie aber sehr dunkel gefärbt und erscheinen rotbraun bis fast schwarz. Obwohl diese Blätter reichlich Anthocyanin führen, haben die Chloroplasten ihre grüne Färbung bei-

behalten. An Querschnitten durch die Lamina sieht man folgendes: die Epidermiszellen enthalten intensiv karminrot gefärbten Zellsaft, besonders auf der Blattoberseite, die Schliesszellen führen farblosen Inhalt; die Palissadenzellen sind rötlich gefärbt, in ihnen ist die Farbstoffkonzentration geringer als in den Epidermiszellen; das Mesophyll führt gut entwickelte, ca 4μ messende Chloroplasten. Im Blattstiel enthalten Anthocyanin Epidermis- und Kollenchymzellen; ausserdem ist jedes Gefässbündel von einer karminroten parenchymatischen Scheide umgeben. (25. 8. 1925, Tooma.) — Nachdem das Chlorophyll abgebaut ist, entstehen aus den beschriebenen Blättern schön karminrot gefärbte Herbstblätter, die Anthocyanin in Epidermis- und Palissadenzellen und in den untersten Zellschichten des Schwammparenchyms führen. (11. 9. 1923, Tooma.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

142. *Rubus saxatilis* L.

Im Herbst beobachtet man an der Stammbasis von *R. saxatilis* kurze Triebe, die mit einer länglichen Knospe abschliessen, welche in ihrem unteren Teile gebräunte Niederblätter trägt. Die apikalen Niederblätter führen mehr oder minder reichlich Anthocyanin in den Epidermiszellen und zum Teil auch im Mittelgewebe. (12. 10. 1925, Vägeva.)

Junge Blätter von *R. saxatilis* sind gewöhnlich verhältnismässig anthocyaninreich; am stärksten ist die Färbung in den apikalen Blatteilen und am Blattrande. Anthocyanin tritt hierbei reichlich in den Epidermiszellen auf, auch subepidermal gelagerte Zellen können besonders am Blattrande roten Zellsaft enthalten. (Mai 1925, unweit Tartu.) — Im Sommer sind die Blätter grün gefärbt, die Spreite ist gewöhnlich vollständig anthocyaninfrei; der Blattstiel ist oft rötlich gefärbt und führt Anthocyanin in Epidermiszellen und den Zellen des subepidermalen Parenchyms. — Im Herbst beginnt in den noch grünen Blättern gut belichteter Exemplare reichliche Anthocyaninbildung, und zwar färben sich als erste die Randpartien der Blätter; von dort aus bewegt sich dann die Rötung nach den zentralen Teilen der Lamina zu. Auch die Blattstiele sind oft intensiv rot gefärbt. In der Spreite befindet sich Anthocyanin in besonders grosser Konzentration in den Palissadenzellen, doch auch Schwammparenchym und Epidermis führen roten Zellsaft. Im Blattstiel enthalten Epidermiszellen

und darunterliegende Parenchymzellen reichlich Anthocyanin. (8. 9. 1925, Tartu.)

Auf stark beschatteten Standorten verhält sich *R. saxatilis* im Herbst ganz anders, es entstehen nämlich rein gelbe Blätter. Querschnitte durch die Blattspreite zeigen, dass sich hier unter der Epidermis eine Schicht Sammelzellen befindet, der das Schwammparenchym folgt. Die Zellen führen nur Xanthoplasten, — Anthocyanin fehlt. Die Stiele der Blättchen führen gewöhnlich roten Zellsaft in den Zellen, die die Gefässbündel umgeben. (12. 10. 1925, Tooma.)

Gut ausgeprägte Herbstfärbung beobachtete ich bei *R. saxatilis* im Nord-Altai, die Blätter waren prachtvoll karminrot gefärbt. (25. 9. 1921, Tschernal, Altai.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]; A [1(1)(1)]

143. *Fragaria vesca* L.

Bei überwinternden Exemplaren besitzen die belichteten Blattteile verhältnismässig intensive braunrote Färbung, während die beschatteten Teile grün gefärbt sind. Die Lamina führt Anthocyanin besonders reichlich in der oberen und unteren Epidermis. Auch Palissadenzellen, zum Teil auch die Zellen des Schwammparenchyms, enthalten karminroten Zellsaft. Ebenso treten oft anthocyaninführende Zellen in der Umgebung der Leitstränge auf. Der Blattstiel ist gewöhnlich auf der Oberseite stärker pigmentiert, als auf der Unterseite, auch ist die Färbung in den basalen Teilen intensiver, als in den apikalen. Anthocyanin findet sich hier in den Epidermiszellen, subepidermalen Kollenchymzellen und in den Parenchymscheiden, die die Gefässbündel umgeben. Die Stipulae führen anfangs ebenfalls Anthocyanin, nachher bräunen sie sich. Auch hier tritt roter Zellsaft sowohl in den Epidermiszellen als im subepidermalen Gewebe auf. Junge Blätter mit noch gefalteter Lamina führen Anthocyanin hauptsächlich in den Randpartien derselben und in der Umgebung von Leitsträngen. (30. 4. 1923, 7. 4. 1925. unweit Tartu.) — Im Frühjahr stirbt ein Teil der überwinterten Blätter bald ab, ohne dass sie vorher ihren Anthocyaningehalt verringert hätten; im Gegenteil: die Anthocyaninbildung vergrössert sich, indem sie sich auch auf andere Mesophyllzellen, die in den Winterblättern farblosen Zellsaft führten, erstreckt. Gleichzeitig mit diesen Veränderungen wird das Chlorophyll abgebaut, und so entstehen die prachtvoll karminrot

gefärbten „Herbstblätter“ von *F. vesca*. — Die jungen Blätter werden im Sommer grün und sind in erwachsenem Zustande fast anthocyaninfrei, bilden aber, bevor sie absterben, immer beträchtliche Anthocyaninmengen. Deshalb lassen sich bei *F. vesca* im Sommer zu jeder Zeit rote absterbende Blätter beobachten. Bei ihrer Untersuchung fand ich stets die Epidermiszellen und die Zellen des Palissaden- und Schwammgewebes mehr oder minder anthocyaninführend. Oft ist der Zellsaft nur in den zentralen Schichten des Mesophylls farblos. Die Epidermiszellen weisen oft ganz besonderen Anthocyaninreichtum auf¹⁾, in anderen Fällen sind dagegen die Palissadenzellen am intensivsten gefärbt. Der Blattstiel dieser roten Blätter führt Anthocyanin in den Epidermiszellen, den peripheren Kollenchymschichten und den Parenchymzellen der Rinde; die Parenchymzellen, die die Gefäßbündel umgeben, sind ebenfalls sehr anthocyaninreich. (18. 5. 1923, Tartu; 12. 8. 1923, Paasvere; 2. 6. 1925, Waschina Gora; 19. 6. 1925, Vägeva; 3. 7. 1925, Kassaar; 25. 8. 1925, Tooma.) — Im Sommer ist die Pflanze, ausgenommen die rotgefärbten absterbenden Blätter, grün gefärbt. Die grünen Blätter enthalten aber am Blattrande stets mehr oder weniger Anthocyanin (Epidermis- und Mesophyllzellen!). Die Blattstiele sind in ihren basalen Teilen rotfarbig bis rötlich und führen Anthocyanin ebenfalls in Epidermiszellen und zum Teil auch im subepidermalen Gewebe. (17. 5. 1925.)

Die Blätter von *F. vesca* verhalten sich zum Teil wie A[(1)11] (die Blätter, die im Frühjahr absterben, ohne vorher grün zu werden), zum Teil wie A[1(1)1].

Unter gewissen Umständen verhält sich *F. vesca* wie A[(1)(1)(1)]. Diesen Fall beobachtete ich bei Individuen, die im tiefen Schatten eines jungen *Alnus incana*-Bestandes sich entwickelt hatten. Die Herbstblätter dieser Pflanzen waren rein gelb gefärbt und erwiesen sich als vollkommen anthocyaninfrei, denn auch die Spitzen der Blättzähne enthielten in ihren Zellen farblosen Zellsaft. Das verhältnismässig schwach ausgebildete Mesophyll führte gelbe Xanthoplasten und war, ebenso wie alle anderen Teile der Blattspreite, frei von rotem Pigment. Auch die grünen Blätter dieser Exemplare hatten anthocyaninfreie Spreiten; die Blattstiele führten in ihren basalen Teilen roten Zellsaft in

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 223.

subepidermalen Parenchymzellen und in den Zellen, die die Gefäßbündel umgeben. (25. 8. 1925, Tooma.)

Beob. P.-Komb.: A[1(1)1]; A[(1)(1)(1)]

144. *Fragaria viridis* Duchesne.

Diese Pflanze verhält sich ganz übereinstimmend mit *F. vesca*. Bei fruktifizierenden Exemplaren waren die jüngeren Blätter in der Spreite grün gefärbt und mit Ausnahme des Blattrandes anthocyaninfrei. Im Blattrande sind es die Zähne, die in Epidermiszellen und in den subepidermalen Zellen karminroten Saft führen. Die Blattstiele enthalten Anthocyanin besonders reichlich in der basalen Hälfte. Die Epidermiszellen, peripheren Kollenchymschichten, die Parenchymzellen innerhalb des Kollenchymringes und die parenchymatischen Scheiden der Gefäßbündel führen roten Zellsaft.

Die roten „Herbstblätter“ bilden sich ganz so wie bei *F. vesca*. Der karminrote Zellsaft findet sich sowohl in den Epidermiszellen als in den Zellen des Palissadengewebes und der Mehrzahl der Zellen des Schwammparenchyms. (3. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Intensiv rote Herbstblätter und ausgeprägte Winterfärbung beobachtete ich bei den beiden Arten auch in Tschernal (28. 8. 1921). Da die Pflanzen auch dort im Sommer fast anthocyaninfrei waren, so folgt hieraus, dass *F. vesca* und *F. viridis* im Altai ebenfalls in der Regel als A[1(1)1] auftreten.

Beob. P.-Komb.: A[1(1)1]

145. *Comarum palustre* L.

Im Frühjahr sind die Blätter dieser Pflanze sehr intensiv violettrot bis fast schwarz gefärbt. Besonders dunkel ist die Färbung in der Blattspreite, während die Blattstiele einen mehr violettroten Farbton aufweisen. Da die Spreiten anfangs längs der Mittelrippe zusammengefaltet sind, so führt die Blattunterseite zu dieser Zeit besonders reichlich Anthocyanin. In der Spreite enthalten die Epidermiszellen roten Zellsaft, nur die Schliesszellen sind anthocyaninfrei. Die Blattscheiden führen Anthocyanin ebenfalls in Epidermiszellen, doch auch das tieferliegende Gewebe kann roten Zellsaft enthalten, besonders in der Nähe der Leitstränge. (18. 5. 1923, 26. 4. 1925, Tartu.) Bei

Exemplaren, die ich Ende Mai in einem versumpften Walde sammelte, waren die Spreiten der Teilblättchen rein grün, nur die apikalen Teile der Zähnchen am Blattrande enthielten Anthocyanin in den Epidermis- und den Mesophyllzellen. Der Blattstiel war grün, und nur die Blattscheiden besaßen eine rötliche Nervatur. Anthocyanin führten hier sowohl Epidermiszellen als die Zellen des peripheren subepidermalen Gewebes, auch waren die Gefässbündel von roten Zellen umgeben. (24. 5. 1925, Insel im Endla-See.)

Nachdem die Blätter von *C. palustre* grün geworden sind, tritt bei ihnen oft schon frühzeitig die zweite, das Absterben ankündigende, Anthocyaninbildung auf. Dieser Prozess beginnt immer in den ältesten Blättern. Von den Einzelblättchen des zusammengesetzten Blattes färben sich hierbei stets zuerst die basalen Fiedern, ihnen folgt das zweite Paar und das Endblättchen. So findet man Blätter, bei denen die untersten Blättchen karminrot gefärbt sind, während die anderen nur in ihren apikalen Teilen und am Blattrande braunrot, fast schwarz, sind, auf der übrigen Fläche aber noch eine rein grüne Färbung aufweisen. In der Blattspreite führen roten Zellsaft ausschliesslich die Epidermiszellen, und zwar auf der Blattoberseite, während die untere Epidermis gewöhnlich farblosen Zellsaft enthält. Die Mesophyllzellen führen ebenso farblosen Zellsaft, ausserdem aber noch intensiv gelbe Xanthoplasten. Im Blattstiel enthalten Anthocyanin ausser den Epidermiszellen auch die peripheren Kollenchym- und Parenchymzellen. (19. 6. 1925, Tooma.) — In anderen Fällen fand ich in den geröteten Blättern ausser den Epidermiszellen auch die Zellen des Palissadenparenchyms mit rotem Zellsaft. (5. 8. 1923, 20. 8. 1925, Tartu.) — Stets beginnt die Anthocyaninbildung im grünen Blatte. Der Verlauf des Prozesses ist bereits beschrieben, es sei nur hinzugefügt, dass im Herbst die Rotfärbung in der Pflanze apikal fortschreitet und allmählich das gesamte Laub ergreift. Während in der ersten Hälfte des August bei manchen Exemplaren noch sämtliche Blätter grün waren und gerötete Blätter eher eine Ausnahme machten, fand ich nach etwa zwei Wochen alle Blätter ausser den allerjüngsten sehr anthocyaninreich. Da, wo auch der Chlorophyllabbau entsprechend vorgeschritten war, hatten sich karminrote Blätter gebildet. Was die Lokalisation des roten Zellsaftes betrifft, so waren in der Spreite zuweilen ausschliesslich Epidermiszellen antho-

cyaninführend (25. 8. 1925, Tooma), in anderen Fällen aber auch die Zellen des Palissadenparenchyms. (25. 8. 1925, nahe Tartu.)
Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

146. *Potentilla anserina* L. ¹⁾

Junge Blätter sind gewöhnlich nicht besonders anthocyaninreich, jedoch ist der Blattrand fast stets bräunlichrot, und zuweilen erstreckt sich diese Färbung auch auf andere Blatteile. Besonders auffällig gefärbte Exemplare beobachtete ich am Meeresstrande auf der Insel Muhu. An vielen Stellen waren die Pflanzen von angeschwemmten Tang bedeckt, und es hatten sich unter dieser Decke gelbe etiolierte Blätter mit langen Blattstielen gebildet. Da, wo man derartige Pflanzen wieder freigelegt hatte, stellte sich nach einigen Tagen eine intensive Rotfärbung ein, die im Blattstiele besonders stark war. In der Blattspreite führten die Epidermiszellen roten Zellsaft, in einigen Fällen fand ich auch in den Mesophyllzellen des Blattrandes Anthocyanin, sonst aber war das Mesophyll farblos. Die Blattstiele enthielten Anthocyanin in den Epidermis- und Kollenchymzellen und in den Parenchymscheiden, die die Gefässbündel umgeben. (5. 6, 7. 8. 1924, Muhu; 11. 6. 1924, Sörve, Saaremaa.) — Die Blätter, die ihre volle Grösse erreicht haben, sind grün gefärbt, und nur die Blättzähne der Einzelblättchen und die basalen Teile des Blattstieles führen mehr oder minder reichlich Anthocyanin. In den Blättzähnen findet sich roter Zellsaft in den Epidermis- und Mesophyllzellen. (8. 6. 1925, Tartu.) — Nachher verschwindet das Anthocyanin auch aus dem Blattrande, und nur die Blattstiele erscheinen des Anthocyaningehaltes wegen in den Epidermiszellen und in den Parenchymzellen in der Nähe der Gefässbündel rötlich; auch sonst finden sich in dem parenchymatischen Gewebe Anthocyaninidioblasten. (3. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.)

Die absterbenden Blätter bilden mehr oder minder reichlich Anthocyanin und sind deshalb gelb bis karminrot gefärbt. Die Rötung ist hierbei besonders stark auf der Blattoberseite. Der Hauptsitz des roten Zellsaftes ist in den Palissadenzellen; die Zellen des Schwammparenchyms enthalten am reichlichsten Anthocyanin in der Umgebung der Gefässbündel, aber auch sonst treten Zellen mit rötlichem Zellsaft auf. Die Epidermiszellen füh-

1) Die beiden Formen — *var. sericea* Hayne und *var. nuda* Gaud. — verhalten sich gleich.

ren mit Ausnahme der Schliesszellen ebenfalls Anthocyanin, nur ist hier die Farbstoffkonzentration gering: die Zellen erscheinen schwach rosa gefärbt. Oft fand ich die untere Epidermis farblos. Die Mesophyllzellen führten ausserdem gelbe Xanthoplasten oder durch Zerstörung dieser entstandene gelbe Öltropfen. Die Bildung des Anthocyanins beginnt stets im grünen Blatte. Der Blattstiel führt Anthocyanin in den Epidermiszellen und den Zellen des subepidermalen Parenchyms¹⁾. (13. 6. 1924, Tiirimets, Saaremaa; 3. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa; 8. 9. 1925, unv. Tartu.)

Bei *P. anserina* können sich die Blätter wie A{1(1)1} verhalten, in der Regel verhalten sie sich aber bei uns wie A[(1)(1)1]. Auf beschatteten Standorten tritt die Pflanze als A[(1)(1)(1)] auf.

Beob. P.-Komb.: A[(1)(1)1]; A[(1)(1)(1)]

147. *Potentilla reptans* L.

Die überwinterten Blätter dieser Pflanze, die gewöhnlich braunrot gefärbt sind, hat Mohl untersucht. Er fand in der Blattspreite roten Zellsaft in den Epidermiszellen und den Zellen des Mesophylls. Diese Blätter sind im vorhergehenden Sommer anfangs anthocyaninfrei, erst im Herbst nehmen sie die bereits erwähnte bräunliche Färbung an. Da die älteren überwinterten Blätter im Frühjahr nicht wie die jüngeren grün werden, sondern ihren Anthocyaningehalt noch vermehren, so verhalten sie sich wie A[(1)11]. Die roten Blätter, die sich aus derartigen anthocyaninhaltigen Blättern bilden, führen roten Zellsaft in den Epidermiszellen und in den Zellen des Mesophylls. Oft enthalten nur die Randpartien der Spreite den roten Zellsaft, während die zentralen Teile grün sind. In den Mesophyllzellen befinden sich gelbe Xanthoplasten²⁾. (3. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.)

Bei den im Juni untersuchten Exemplaren, die auf trockenem Meeresstrande wuchsen, waren die jüngeren Blätter, besonders auf ihrer Unterseite, mehr oder minder intensiv rötlich gefärbt. Anthocyanin fand sich hier in den Epidermiszellen mit Ausnahme der Schliesszellen. Die Blattstiele führten ebenfalls Anthocyanin, und zwar reichlich in den Epidermiszellen, in den peripheren subepidermalen Zellschichten und im Parenchym in der Umgebung der Leitbündel. (7. 6. 1924, Kallaste, Muhu.) — Die Blätter der im Anfang Juli untersuchten Exemplare hatten grössten-

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 224.

2) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 225.

teils eine grüne Spreite; nur am Blattrande, besonders in den Zähnnenspitzen, war das Blattgewebe (Epidermis und Mesophyll) anthocyaninführend. Der Blattstiel ist auf der stärker belichteten Seite braunrot. Er führt roten Zellsaft in den Epidermiszellen und der ersten kollenchymatischen Zellschicht unmittelbar unter diesen. Ausserdem befinden sich anthocyaninführende Zellen in der Umgebung der Gefässbündel. Blätter, deren Blattstiel irgendwie beschädigt war (eingeknickt etc.), haben eine intensiv rot gefärbte Blattspreite, die in den Epidermiszellen, in den beiden Zellschichten des Palissadengewebes und zum Teil auch im Schwammparenchym reichlich Anthocyanin enthält. Die Epidermis der Blattunterseite führt nur wenig Anthocyanin; die Schliesszellen enthalten stets farblosen Zellsaft. Der Blattstiel führt Anthocyanin in derselben Lokalisation, wie im grünen Blatte.

Es haben sich zum Teil auch aus solchen Blättern, die vorher rein grün waren, Herbstblätter gebildet. Diese sind gelb; sie verdanken ihre Färbung ausschliesslich den Xanthokarotinoiden. Gelbe Herbstblätter treten oft auch bei gut belichteten Exemplaren auf.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

148. *Potentilla argentea* L.

Die überwinternden Blätter sind bei Pflanzen exponierter Lokalitäten vom Spätherbst an oft braunrot überlaufen; besonders deutlich ist diese Färbung am Blattrande. In der Blattspreite ist der rote Zellsaft reichlich in Epidermiszellen vorhanden; die Zellen des Palissadenparenchyms führen zum Teil ebensolchen Inhalt. Auch die Epidermis der Blattunterseite und die ihr anliegenden Mesophyllschichten können rot- bis rosafarbigem Zellsaft führen. (18. 5. 1923, Waschina Gora.) — Nachher werden die Blätter grün, nur die grundständigen Blätter vergrössern ihren Anthocyaningehalt und liefern bald rote „Herbstblätter“. Grüne Blätter fand ich nie ganz frei von rotem Pigment. Besonders lange wird Anthocyanin im Blattrande beibehalten. Hier führen roten Zellsaft Epidermis- und Mesophyllzellen. Die Blattstiele sind grün und fast anthocyaninfrei, oder sie sind rötlich gefärbt und enthalten roten Zellsaft in den Epidermis- und Kollenchymzellen und in den Parenchymzellen in der Nähe der Gefässbündel. (21. 6. 1924, Eeriksaar, Saaremaa.)

Die roten „Herbstblätter“ entstehen teils so, dass die überwinternten Blätter ihren Anthocyaningehalt beibehalten und zuletzt sogar vermehren, sich also wie A [(1)11] verhalten, teils bilden sie sich aus vorher grünen Blättern. In letzterem Fall beginnt die Anthocyaninbildung im grünen Blatte noch lange bevor es abstirbt. Allmählich nimmt auch der Chlorophyllgehalt ab, und so entstehen bei dieser Pflanze schön karminrote absterbende Blätter. Diese führen in der Spreite roten Zellsaft in den Epidermiszellen; in dem Palissadenparenchym hat sich ebenfalls roter Zellsaft gebildet, doch fand ich hier die Konzentration des Farbstoffes gewöhnlich viel geringer. Die goldgelben Xanthoplasten haben sich in den Palissadenzellen an den inneren Tangentialwänden angesammelt. Im Blattstiel führen die Epidermiszellen besonders reichlich Anthocyanin, auch das Kollenchym und die Parenchymzellen, die dieser folgen, enthalten roten Zellsaft. (21. 10. 1923, unweit Tartu; 3. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

149. *Potentilla silvestris* Neck.

Die jungen Blätter führen bei Exemplaren trockener gut belichteter Standorte oft reichlich Anthocyanin, dagegen sind die Pflanzen mehr beschatteter Lokalitäten durch eine grüne, gewöhnlich vollständig anthocyaninfreie Spreite ausgezeichnet. Die Exemplare, die ich im Juni untersuchte, enthielten roten Zellsaft in den Hochblättern, die Laubblätter fand ich anthocyaninfrei. Der Stengel war nur in seinen basalen Teilen rotfarbig und führte hier Anthocyanin in Epidermiszellen und in den subepidermalen Kollenchymzellen. Der Zentralzylinder war pigmentfrei. Dass den Blättern auch zu dieser Zeit das Vermögen Anthocyanin zu bilden nicht fehlt, bewiesen Exemplare mit eingeknickten oder irgendwie anders beschädigten Stengeln. Alle Blätter oberhalb der Beschädigung waren schön karminrot gefärbt und führten roten Zellsaft in den Palissadenzellen, zum Teil auch im Schwammparenchym. — Die Epidermiszellen enthielten ebenfalls Anthocyanin, wenn auch die Konzentration des Farbstoffes hier oft gering war, auch traten in der Epidermis nicht selten Zellen mit farblosem Inhalt zwischen den gefärbten auf. (7. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Im Herbst färben sich die Blätter äusserst intensiv karminrot. Zuerst trat die Herbstfärbung bei Pflanzen, die auf sumpfigen

Wiesen wuchsen, auf. Bei noch grünen Exemplaren beobachtete man bei den älteren Blättern eine Braunfärbung, die allmählich in ein schönes Rot überging. Dieser Farbumschlag beginnt bei den untersten Blättern und bewegt sich in der Pflanze akropetal, indem immer neue Blätter karminrot werden. Gleichzeitig mit Anthocyaninbildung findet auch Chlorophyllabbau statt. Bei Untersuchung der Herbstblätter fand ich reichlich roten Zellsaft in den Palissadenzellen, zum Teil auch in den Zellen des Schwammparenchyms. Die Epidermiszellen führten nur wenig Farbstoff — die Färbung war hier gewöhnlich rosa —, auch traten oft farblose Zellen auf. Die Schliesszellen führten stets farblosen Inhalt. (12. 8. 1923, 20. 8. 1925, Tartu.)

In der ersten Hälfte des September beobachtete ich bei *P. silvestris* massenhaft Rotfärbung des gesamten oberirdischen vegetativen Systems: Stengel wie Blätter haben sich intensiv karminrot gefärbt. Die Blattspreite führt roten Zellsaft in den Epidermiszellen und den Zellen des Palissadengewebes; die Farbstoffkonzentration in den letzteren ist stets hoch. Die Anthocyaninmengen, die diese Pflanze in ihren Herbstblättern bildet, sind sehr beträchtlich und übersteigen in allen Fällen um das Mehrfache die Mengen, die sich in den am stärksten pigmentierten Frühlingsblättern vorfinden. (13. 9. 1925, unweit Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [(1)(1)1]; A [1(1)1]

150. *Potentilla tanacetifolia* Willd.

151. *Potentilla flagellaris* Willd.

Bei diesen *Potentilla*-Arten beobachtete ich im Nord-Altai die Bildung intensiv karminroter Herbstblätter. Im Sommer besitzen beide Arten grüne, fast anthocyaninfreie Blätter. (9. 10. 1921, Tschamal, Altai.) — Es ist wahrscheinlich, dass sich diese Arten wie A [1(1)1] verhalten. — Diese P.-Komb. dürfte auch sonst bei den *Potentilla*-Arten oft auftreten.

152. *Geum rivale* L.

Bei den überwinterten Exemplaren sind sowohl die älteren wie die jungen Blätter der Rosette sehr dunkel rotbraun gefärbt. Sie führen in der Blattspreite reichlich Anthocyanin, und zwar nicht selten im Zellsafte sämtlicher Zellen des Palissadenparenchyms. Die Epidermis führt ebenfalls roten Zellsaft, doch sind ausser den Schliesszellen oft auch andere Zellen anthocyaninfrei.

Der Blattstiel ist auf der Oberseite besonders intensiv pigmentiert und führt hier roten Zellsaft in Epidermiszellen und den Parenchymzellen unter diesen; auch in der Umgebung der Leitstränge führen die Parenchymzellen reichlich Anthocyanin. Die Stipulae sind violettrot gefärbt, in den beschatteten Teilen aber weisslich. Sie führen Anthocyanin in den Epidermiszellen und in den subepidermalen Zellschichten. Die Rhizomteile, die von abgestorbenen Blattstielresten bedeckt sind, führen Anthocyanin in der primären Rinde. Die Markzellen können ebenfalls roten Zellsaft enthalten. (20. 4. 1923, 7. 4. 1925, unweit Tartu.) — Noch bevor die Exemplare zu blühen beginnen, verschwindet das Anthocyanin aus der Spreite und dem Blattstiel. Nur im Blattrande können stellenweise anthocyaninführende Zellkomplexe erhalten bleiben. Die Hochblätter dagegen zeigen zu dieser Zeit oft einen reichlichen Anthocyaningehalt; sie sind mehr oder minder bräunlich oder rötlich gefärbt. Auch können die Blattstiele der Laubblätter rötlich sein und Anthocyanin in den Epidermiszellen und in den subepidermalen Zellschichten enthalten. Ebenso sind die basalen Blätter oft intensiv bräunlich gefärbt, was dadurch bedingt ist, dass sie die Winterfärbung beibehalten haben. Der Stengel führt am reichlichsten Anthocyanin in seiner apikalen Hälfte. Das Zellsaftpigment tritt hier in den Epidermiszellen und den subepidermalen Schichten auf. (17. 5. 1925, Voldi.)

Bei blühenden Exemplaren ist der Stengel nicht selten in seiner gesamten Länge violettrotlich gefärbt. Obwohl die Blätter grösstenteils grün sind, beobachtet man bei den unteren Blättern starke Braunfärbung, die ältesten Blätter aber sind intensiv karminrot. Bei Untersuchung der dunklen bräunlich gefärbten Blätter fand ich in ihnen folgende Anthocyaninlokalisierung: die Epidermiszellen erweisen sich als farblos; die Zellen des Palissadenparenchyms führen reichlich Pigment, ebenso führen roten Zellsaft die untersten Schichten des Schwammgewebes; sowohl im Palissaden- wie im Schwammparenchym treten zwischen den roten Zellen auch solche mit farblosem Zellsaft auf. Dagegen führen die basalen Teile der Blattstiele Anthocyanin in den Epidermiszellen und in den subepidermalen Parenchymzellen. Sowohl die Zellen der Lamina als die des Blattstieles enthalten grüne Chloroplasten. Die karminroten absterbenden Blätter führen gefärbten Zellsaft in den Palissadenzellen und zum Teil auch in den Zellen des Schwammparenchyms; die Epidermiszellen sind

farblos, nur ganz vereinzelt treten auch Zellen mit rotem Zellsaft auf. Der Blattstiel führt Anthocyanin in derselben Lokalisation wie in den bräunlichroten Blättern. (10. 6. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Bei verblühten Exemplaren vergrößert sich der Anthocyanin-gehalt sehr beträchtlich, indem immer neue Blätter den roten Farbstoff bilden. Da gleichzeitig auch eine Chlorophyllabnahme eintritt, so findet man bei jedem Exemplar die 2—4 untersten Blätter rot gefärbt, die höherstehenden aber mehr oder weniger gebräunt. In der Lamina derartiger roter Blätter findet sich Anthocyanin nicht selten in allen Zellschichten des Mesophylls und auch in den Epidermiszellen. Allerdings sind die Palissadenzellen und zuweilen auch die Zellschichten des Schwammparenchym, die sich in der Nähe der unteren Epidermis befinden, besonders anthocyaninreich. Die Mesophyllzellen führen ca 1,5 μ messende Xanthoplasten und winzige gelbe Öltropfen. (13. 9. 1925, unweit Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A[1(1)1]

153. *Geum strictum* Ait. bildet im Nord-Altai rote Herbstblätter. (8. 10. 1921, Tschernal, Altai.)

154. *Dryas octopetala* L.

Diese Art wurde von Th. Wulff auf Spitzbergen untersucht¹⁾ und als anthocyaninfrei erklärt. Hierbei beobachtete Wulff eine eigenartige Gelbfärbung der Blattoberseite, die durch teilweise Zerstörung des Blattgrüns hervorgerufen war. Dagegen fand Gertz die Blätter anthocyaninführend²⁾. — Ich beobachtete einige Exemplare im Bot. Garten in Tartu und fand bei dieser Art eine reichliche Anthocyaninbildung in den Winterblättern. Sowohl Blattspreite wie Blattstiel führen reichlich roten Zellsaft und sind teils braunrot (Blattspreite), teils rot (Blattscheiden, Blattstiele und junge Stengelteile) gefärbt. In der Blattspreite fand ich die Epidermiszellen farblos. Die Zellen des Palissadenparenchym führen je eine grosse Vakuole, die die der Aussenwand zugekehrte Zellhälfte einnimmt und mit karminrotem Zellsaft gefüllt ist. Die Chloroplasten haben sich unter dieser Vakuole angesammelt. Da auch in der folgenden, zweiten Schicht

1) Wulff, Th., Bot. Beob. aus Spitzb., p. 40.

2) Gertz, O., „Studier“, p. 226; Gertz, O., Om Anthocyan hos alpina växter, I, p. 161.

des Palissadengewebes ebensolche Vakuolen vorhanden sind, so entsteht ein eigenartiges Bild, das auch bei manchen anderen Objekten (*Andromeda*, *Hypericum*) auftritt. — Das Schwammparenchym ist gewöhnlich anthocyaninfrei. Der Blattstiel führt in den Epidermiszellen farblosen Zellsaft; die Kollenchymzellen und die peripheren Parenchymschichten enthalten reichlich Anthocyanin. In den Blattscheiden fand ich dagegen auch in den Epidermiszellen roten Zellsaft. Im Stengel führen Anthocyanin Epidermis- und Kollenchymzellen und die peripheren Zellschichten der primären Rinde. (22. 4. 1923, 22. 2. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Mitte Mai untersuchte ich dieselben Exemplare, als sie blühten, und fand die Blattspreite vollständig anthocyaninfrei; auch der Blattrand führte ausschliesslich Zellen mit farblosem Zellsaft. Der Blattstiel war rot gefärbt und enthielt Anthocyanin in den Epidermiszellen, in den Zellen des Kollenchyms und in den peripheren Parenchymschichten. (16. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Es haben sich „Herbstblätter“ gebildet. Diese fand ich stets rein gelb gefärbt und vollständig anthocyaninfrei. Das Vergilben verläuft oft so langsam, dass die apikalen Blatteile schon postmortale Braunfärbung aufweisen, während die basalen Teile noch grün gefärbt sind. Im Mesophyll der gelben Blatteile sieht man ca 1,5 μ messende Xanthoplasten, die sich oft in gelben Ballen angesammelt vorfinden. Die Blattstiele sind sehr schwach rötlich oder auch gelblich gefärbt und führen auch im ersteren Falle nur wenig Anthocyanin. (27. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [(1)1(1).. 0]

155. *Ulmaria filipendula* A. Br.

In überwinternden Blättern beobachtete Mohl¹⁾ roten Zellsaft in den Epidermiszellen. — Exemplare, die Mitte Mai untersucht wurden, führten in der Spreite ebenfalls nur in den Epidermiszellen roten Zellsaft. (17. 5. 1923, Irboska.) — Auch noch später im Juni führen die jungen Blätter in ihren apikalen Teilen und in den Randpartien der Lamina Anthocyanin. Selbst Blätter, die ihre definitive Grösse erreicht haben, können am Blattrande rötlich gefärbt sein. In allen diesen Fällen fand ich roten Zellsaft ausschliesslich in den Epidermiszellen. Die Blattstiele enthalten Anthocyanin in den Epidermiszellen und den Parenchym-

1) Mohl, H. v., Unters. über winterl. Färb. d. Blätter, p. 391.

zellen, die die Gefässbündel umgeben. Der Stengel führt roten Zellsaft besonders reichlich in seiner apikalen Hälfte, und zwar in den Epidermiszellen. (2. 6. 1925, Waschina Gora; 19. 6. 1925, Vägeva.) — Die ältesten der überwinterten braunroten Blätter werden gewöhnlich nicht grün, sondern verlieren allmählich ihren Chlorophyllgehalt und verwandeln sich so in rote „Herbstblätter“. Solche kann man schon im Mai beobachten. In ihnen fand ich die Epidermiszellen mit rotem Zellsaft, auch die Zellen des Palisaden- und Schwammparenchyms wiesen einen nicht unbeträchtlichen Anthocyaningehalt auf. (18. 5. 1925, Waschina Gora.)

Nach der Fruchtreife sterben die Blätter allmählich ab. Hierbei wird vorher Anthocyanin gebildet, oder aber es entstehen rein gelbe Herbstblätter. In den rötlich gefärbten Blättern fand ich das Anthocyanin ebenso lokalisiert, wie bei den schon beschriebenen. In einigen Fällen führten dagegen ausschliesslich Mesophyllzellen Anthocyanin. Das Mesophyll enthielt ausserdem, sowohl in roten als in gelben Blättern, reichlich Xanthoplasten¹⁾. (3. 8. 1925, Kassar, Hiiumaa.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

156. *Ulmaria pentapetala* Gil.

Die jungen Blätter, die sich im Frühjahr entwickeln, sind durch intensive Rotfärbung ausgezeichnet. Die gefaltete Blattspreite ist besonders auf der morphologischen Unterseite gefärbt; die Blattstiele sind violettrot. In der Blattspreite findet sich roter Zellsaft nur in den Epidermiszellen; der Blattstiel führt diesen in den Epidermiszellen und den subepidermalen Kollenchym- und Parenchymzellen. Ausserdem sind die Leitstränge von parenchymatischen Scheiden umgeben, die ebenfalls Anthocyanin enthalten. Die Stipulae enthalten Anthocyanin in den Epidermiszellen und den subepidermalen Zellschichten. Im Rhizom findet sich Anthocyanin in den Zellen der primären Rinde, auch in unterirdischen Teilen. (22. 4. 1923, 12. 4. 1925, unw. Tartu.) — Nachdem die jungen Blätter eine mehr horizontale Lage eingenommen haben, weist ihre immer noch gekrauste Spreite auf der Blattoberseite einen besonders hohen Anthocyaningehalt auf. Roten Zellsaft führen die Epidermiszellen, zum Teil auch subepi-

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 211.

dermale Mesophyllzellen in der Nähe der Leitstränge. Bei im Blüten begriffenen Exemplaren, die ich im Juni untersuchte, waren die Stengel grösstenteils grün gefärbt, nur die basalen Teile führten reichlich violettroten Zellsaft. Anthocyaninfrei fand ich hier die Epidermiszellen; die Kollenchymzellen und die nach innen zu folgenden Parenchymzellen führten gefärbten Zellsaft. Die Blätter waren grösstenteils rein grün, und zwar erwies sich auch der Blattrand bei den im Schatten wachsenden Exemplaren als anthocyaninfrei, während dieser bei Exemplaren gut belichteter Standorte mehr oder minder reichlich violettroten Zellsaft in Epidermis- und Mesophyllzellen führte. Die Blattspindel und die Blattstiele waren intensiv violettrot gefärbt. Anthocyanin führten sie in subepidermalen Zellschichten. (10. 6. 1925, unweit Tartu.) — Dass die Blätter auch im Sommer Anthocyanin bilden können, beweisen solche mit eingeknicktem oder irgendwie anders beschädigtem Blattstiel. Derartige Blätter sind immer mehr oder minder intensiv bräunlich bis rot gefärbt. Hierbei beginnt die Rötung stets am Blattrande und in den apikalen Blatteilen und verbreitet sich weiter basipetal. Die Nervatur ist bei derartigen Blättern oft grün. In der Spreite führen Anthocyanin die Epidermiszellen der Blattoberseite und die Palissadenzellen. (5. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Im Herbst beobachtete ich bei *U. pentapetala* sehr oft intensive Rotfärbung. Die Anthocyaninbildung beginnt im grünen Blatte, das allmählich eine bräunliche Färbung annimmt. Die Bildung des Zellsaftpigments ist mit einer Chlorophyllabnahme verknüpft. Beide Prozesse treten zuerst bei den ältesten Blättern auf. Weiter schreitet die Verfärbung akropetal fort. In der Spreite findet sich karminroter Zellsaft in den Epidermis- und Palissadenzellen und zum Teil auch in den Zellen des Schwammparenchyms. Die untere Epidermis ist gewöhnlich anthocyaninfrei. Die Konzentration des Farbstoffes in den Palissadenzellen ist beträchtlich grösser als in den Epidermiszellen. Die Mesophyllzellen führen gelbe Xanthoplasten (ca 2,5—3 μ). Die Blattrhachis und der Blattstiel führen Anthocyanin in subepidermalen Zellen, in manchen Fällen fand ich jedoch auch die Epidermiszellen zum Teil anthocyaninführend. — Die Herbstfärbung ist erst in Beginn, — grösstenteils sind die Pflanzen noch grün. (20. 8. 1925, unw. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)]

157. *Alchemilla vulgaris* L. *pastoralis* Bus.

Bei jungen Blättern sind die Stipulae violettrot gefärbt, auch ist die noch gefaltete Blattspreite besonders auf ihrer Unterseite violettrot überlaufen. Am intensivsten ist hierbei die Färbung am Blattrande und in der Nervatur. In der Spreite führen die Epidermiszellen, ausgenommen die Schliesszellen, Anthocyanin; da wo sich im Mesophyll Leitstränge befinden, enthalten auch die peripheren subepidermalen Zellen roten Zellsaft. Die Blattstiele führen reichlich Anthocyanin in der Epidermis, in dem subepidermalen Kollenchym und in den Parenchymzellen, die die Gefässbündel umgeben. Die Stipulae führen Anthocyanin in den Epidermiszellen und in dem subepidermalen Gewebe. (14. 4. 1925, unweit Tartu.)

Die Blätter der blühenden Exemplare sind anthocyaninfrei, nur die apikalen Teile der Zähne am Blattrande führen roten Zellsaft. Die Mesophyllzellen der Spreite enthalten rein grüne Chloroplasten, deren Grösse 4—5 μ beträgt. Die Blattstiele sind oft anthocyaninfrei, in anderen Fällen dagegen führen sie Anthocyanin. Bei vielen Exemplaren sind die ältesten Blätter bereits mehr oder weniger gerötet. Je ein Blatt ist bei diesen Pflanzen schön karminrot gefärbt, und zwar sowohl die Spreite (auf der Oberseite) als der Blattstiel. Palissaden- und Epidermiszellen führen reichlich Anthocyanin; das Schwammparenchym und die Zellen der unteren Epidermis enthalten gewöhnlich nur wenig rotes Pigment. In den Mesophyllzellen befinden sich ca 2 μ messende schön gelbe Xanthoplasten. Der Blattstiel führt Anthocyanin in den Epidermis- und Kollenchymzellen. (20. 8. 1925, unw. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A[1(1)1] und A[1(1)1]1

158. *Alchemilla vulgaris* L. *pubescens* Bus.

Diese Form ist durch reichlichere Anthocyaninproduktion, als die vorige, ausgezeichnet: auch im Sommer findet man die Pflanze auf trockenen Alvartriften rot angehaucht. Im Juli untersuchte Exemplare hatten nicht nur rötlich gefärbte Infloreszenzen, sondern es waren die Blätter in einer ziemlich breiten Randzone, ebenso der Stengel und die Blattstiele, verhältnismässig intensiv braunrot gefärbt. Die Blattspreite enthält Anthocyanin in der Epidermis und im Mesophyll; die Stengel führen roten Zellsaft in den Epidermis- und Kollenchymzellen, dem tiefer fol-

genden Parenchym der primären Rinde und den Parenchymzellen in der Nähe des Zentralzylinders. (3. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Bei den Exemplaren dieser Pflanze, die ich in einem Kalkbruche bei Kunda (Estland) beobachtete, hatten sich Anfang Oktober reichlich Herbstblätter gebildet. Teils waren diese gelb gefärbt und fast anthocyaninfrei, teils aber führten sie reichlich Anthocyanin und zeigten eine gut ausgeprägte Rotfärbung. Diese letzteren enthielten roten Zellsaft in den Epidermis- und Palissadenzellen, die Mesophyllzellen und die Zellen der unteren Epidermis führten nur wenig Anthocyanin. Im Mesophyll waren ca 1,5—2 μ messende Xanthoplasten entstanden. Der Blattstiel führte Anthocyanin in Epidermiszellen und in den peripheren Zellschichten des subepidermalen Gewebes. (11. 10. 1925, Kunda.)

Beob. P.-Komb.: A[1(1)1]

159. *Sanguisorba officinalis* L.

Bei jungen Blättern fand ich Ende April und Anfang Mai sowohl Blattspreiten als Blattstiele intensiv karminrot gefärbt. Im Sommer werden die Blätter grün, färben sich aber im Herbst wieder intensiv karminrot. (25. 9. 1921, Tschernal, Altai.) — Die jungen Blätter dieser Pflanze, die ich in Tartu untersuchte, führten sowohl in der gefalteten Blattspreite wie im Blattstiel violettroten Zellsaft in den Epidermiszellen; im Blattstiel enthielten ausserdem auch Parenchymzellen in der Umgebung der Leitstränge roten Zellsaft. (23. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A[1(1)1]

(159a.) *Rosa*-Arten.

R. Andreae Lange wurde von Gertz¹⁾ untersucht. Er fand die jungen Blätter rot gefärbt, ebenso die Herbstblätter. In beiden Fällen fand sich Anthocyanin hauptsächlich in den Epidermiszellen, zum Teil führten auch Mesophyllzellen roten Zellsaft. Soviel ich sehen konnte, verhalten sich auch andere *Rosa*-Arten übereinstimmend mit *R. Andreae* und treten oft als A[1(1)1] auf.

160. *Prunus padus* L.

Bei den im März untersuchten Knospen waren die äusseren Knospenschuppen gebräunt und abgestorben, die inneren aber

1) Gertz, O.; „Studier“, p. 228.

erwiesen sich als anthocyaninführend. Gewöhnlich kann man bei diesen Knospenschuppen einen abgestorbenen apikalen Teil unterscheiden, dem eine mehr oder minder breite rote, weiter eine basale grünlich gefärbte Zone folgt. Querschnitte durch die Niederblätter zeigen, dass die Epidermiszellen rosa Zellsaft führen und dass die Hauptmengen des roten Farbstoffes sich in den subepidermalen Zellschichten auf der morphologischen Unterseite befinden. (22. 3. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Im Frühling verlängern sich die inneren lebenden Knospenschuppen beträchtlich und umgeben als rote Blättchen die jungen Laubtriebe. In ihnen ist die Anthocyaninlokalisierung ganz dieselbe, wie bei den schon beschriebenen Niederblättern. (17. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospenschuppen sind grösstenteils vertrocknet, nur die innersten, sehr wenig Anthocyanin enthaltenden, sind noch turgeszent. Bei den vertrockneten Niederblättern sieht man, dass sie ihren Anthocyaningehalt kaum vermindert haben. (29. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospenschuppen von *Prunus padus* verhalten sich also wie A[111].

Die jungen Blätter der Traubenkirsche sind im Frühjahr mehr oder minder intensiv braunrot gefärbt. Anfangs weisen sie diese Färbung nur in den apikalen Teilen der zusammengefalteten Blattspreite auf, während deren basale Teile, ferner der noch kurze Blattstiel und die zarten Nebenblätter frei von rotem Pigment sind. Diese grünen Teile sind von den vergrösserten Knospenschuppen umhüllt. Da, wo die Blätter sich mehr entwickelt haben, ist die ganze Spreite und der Blattstiel braunrot bis rötlich gefärbt. Da die Blattspreiten längs dem Mittelnerv gefaltet sind und die Blattunterseite die Aussenfläche darstellt, so findet hier besonders reichliche Anthocyaninbildung statt. In der Spreite und im Blattstiel führen Anthocyanin Epidermiszellen und die Zellen des subepidermalen Gewebes. In letzteren ist die Konzentration des roten Pigments viel beträchtlicher. (17. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Nachdem sich die Blattspreite ausgebreitet hat und die Blattoberseite dem Lichte exponiert ist, färbt sich auch diese gewöhnlich stark bräunlichrot. Sie führt roten Zellsaft sowohl in den Epidermiszellen als in den peripheren Zellschichten des Mesophylls. In den intensiv braunroten Blattstielen enthalten Anthocyanin die Epidermis- und Kollenchymzellen. (12. 5. 1923, 7. 5. 1925, Tartu.)

Bei Exemplaren, die grösstenteils verblüht waren, fand ich

die Blattspreiten rein grün gefärbt und in allen Teilen völlig anthocyaninfrei. Die Blattstiele dagegen waren intensiv karmin- bis violettrot. Die Epidermiszellen fand ich hier farblos. Die peripheren Kollenchymschichten, ebenso die ihnen folgenden Parenchymzellen, enthielten reichlich Anthocyanin. Tieferliegende Parenchymschichten waren auch in der Umgebung der Gefäßbündel farblos. (22. 5. 1925, Tartu.) — Teilweisen Blattfall, durch Sommerdürre ausgelöst, beobachtete ich bei *Prunus padus* im Sommer 1925 auf der Insel Kassaar (Hiiumaa). Hierbei entstanden zum Teil auch gelbe Blätter, in der Regel waren aber die sich ablösenden Blätter mehr oder minder anthocyaninhaltig. Die Bildung des roten Zellsaftes beginnt im grünen Blatte, wobei gleichzeitig mit diesem Prozess eine rapide Chlorophyllabnahme stattfindet. Besonders reichlich bildet sich Anthocyanin auf der Blattoberseite; die untere Blattfläche ist gewöhnlich nur rosa gefärbt. Der Blattstiel weist oft eine intensiv violettrote Färbung auf. In der Spreite war Anthocyanin in den Zellen der oberen Epidermis vorhanden, jedoch übereinstimmend mit den Frühlingsblättern war hier die Pigmentkonzentration nur gering. Im Palissadenparenchym hatten sich beträchtliche Mengen von Anthocyanin gebildet. Die Zellen des Schwammparenchyms führten nur schwach rötlichen Zellsaft. Die untere Epidermis fand ich mit Ausnahme des Blattrandes gewöhnlich anthocyaninfrei. Die Mesophyllzellen führten gelbe Xanthoplasten; ihre Grösse betrug ca 2—3 μ . Der Blattstiel enthielt roten Zellsaft in subepidermalen Kollenchym- und Parenchymzellen. (30. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Die ersten Herbstblätter beobachtete ich in der Umgebung von Tartu Anfang September. Die Anthocyaninbildung beginnt im grünen Blatte oft ziemlich gleichzeitig auf der ganzen Blattoberfläche. Am weitesten ist dieser Prozess immer an besonders exponierten Blatteilen vorgeschritten. Gleichzeitig tritt eine Chlorophyllabnahme ein. Da, wo nur dieser letztgenannte Prozess stattfindet (in beschatteten Blatteilen oder Blättern), entstehen zum Teil gelbe oder rein gelbe Herbstblätter. Die Blattstiele sind immer intensiv violettrot gefärbt. Die rote Blattspreite führt Anthocyanin besonders reichlich in den Palissadenzellen. Die Epidermiszellen enthalten ebenfalls rötlichen Zellsaft, nur ist hier die Farbstoffkonzentration gering. Die Zellen des Schwammparenchyms können in ihren untersten Schichten ebenfalls roten Zellsaft enthalten. Der Blattstiel führt Anthocyanin in der bereits

beschriebenen Lokalisation; die Epidermiszellen erweisen sich hier stets als anthocyaninfrei. Die Mesophyllzellen in der Blattlamina führen ca 2,5—4 μ messende Xanthoplasten, oft auch gelbe Öltropfen. — In manchen Fällen sind die Bäume so beschattet, dass sich rote Herbstblätter überhaupt nicht bilden. Die gelben Blätter führen reichlich Xanthoplasten und können in der Blattspreite vollständig anthocyaninfrei sein. Im Blattstiel dagegen sind auch bei derartigen Blättern fast stets subepidermal lokalisierte anthocyaninführende Zellen vorhanden. (8. 9. 1925, 13. 9. 1925, 25. 9. 1925, Tartu.)

Sehr scharf ausgeprägte herbstliche Rotfärbung beobachtete ich bei *Prunus padus*-Exemplaren im Nord-Altai. (1. 9. 1920, Tschamal, Altai.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]; A [1(1)(1)]

161. *Prunus lusitanica* L.

Die jungen Blätter dieser Pflanze, die ich im April bei Kalthaus-Exemplaren im botanischen Garten in Tartu untersuchte, fand ich verhältnismässig anthocyaninreich. Die Pigmentlokalisation in den Blättern habe ich versäumt zu notieren. Die Blätter sind in erwachsenem Zustand dunkelgrün gefärbt und fast anthocyaninfrei, nur der Blattrand führt etwas Anthocyanin. Der Blattstiel ist intensiv dunkelrot gefärbt. Im Blattstiel findet sich karminroter Zellsaft in den Kollenchymzellen und den peripheren Zellen des tiefer folgenden Parenchyms. — Ende September hatten sich bei den ins Freie gebrachten Exemplaren reichlich „Herbstblätter“ gebildet. Diese sind intensiv gelb gefärbt; besonders schön ist diese Färbung auf der Blattoberseite. Diese Gelbfärbung rührt von ca. 2,5—4 μ messenden Xanthoplasten her. In der Spreite fand ich in allen Zellen, auch am Blattrande, farblosen Zellsaft. Also ist das Vergilben der Blätter mit einer Abnahme des Anthocyaningehaltes verknüpft, denn während die grünen Blätter am Blattrande roten Zellsaft führen, fehlt dieser in den gelben Blättern. Noch viel auffälliger tritt dies im Blattstiele hervor. Während er beim grünen Blatte eine violettrote Färbung aufweist, ist er beim gelben nur schwach rosa bis gelblich gefärbt. Anthocyanin findet sich bei diesen schwach gefärbten Blattstielen in Kollenchymzellen und den tieferliegenden Parenchymzellen. (26. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

162. *Prunus laurocerasus* L.

Bei dieser Pflanze fand ich die jungen Blätter meist rein grün gefärbt oder so schwach rötlich angehaucht, dass sich auch mikroskopisch die Anwesenheit der roten Zellsaftpigmente nicht nachweisen liess. Die Nebenblätter und die Knospenschuppen fand ich bei den Kalthaus-Exemplaren ebenfalls weisslich bis gelblich-grün gefärbt und anthocyaninfrei. (24. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Dennoch fehlt dem Blatte nicht das Vermögen Anthocyanin zu bilden, und besonders bei basalen Schösslingen findet man oft junge Blätter, die sogar eine intensive Rotfärbung aufweisen. Ebenfalls tritt diese Färbung bei Beschädigung der Blattspreite in der Umgebung der Verletzung auf. In beiden Fällen fand ich roten Zellsaft subepidermal lokalisiert. (24. 7. 1923, Hort. Bot. Tartu.)

Im Sommer sind die Blätter rein grün gefärbt, nur die Nervatur und der Blattstiel erscheinen heller. In der Blattspreite fand ich nirgends roten Zellsaft. — Mitte Juni hatten sich reichlich „Herbstblätter“ gebildet, die gelb gefärbt waren (Xanthoplasten!) und sich ebenfalls in allen Teilen als anthocyaninfrei erwiesen. (16. 6. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Ich habe mich überzeugt, dass die gelben Blätter noch das Vermögen besitzen Anthocyanin zu bilden. Grüne Blätter, die ich am 18. Januar (1924) auf eine 10 Prz. Saccharoselösung brachte¹⁾, wurden bis zum 15. Februar bei einer Temperatur von 20°—35° kultiviert. Die Blätter hatten sich inzwischen rein gelb gefärbt, enthielten aber keine Spur von Anthocyanin. Danach wurden die Petrischalen mit den Blattfragmenten teils bei derselben Temperatur weiter kultiviert, teils bei einer Temperatur von 10°—15° C. Am 24. März waren alle Blattfragmente, die bei 30° C kultiviert wurden, unverändert gelb gefärbt und anthocyaninfrei, die bei 10°—15° C kultivierten hatten aber eine prachtvolle karminrote Färbung angenommen und führten reichlich Anthocyanin in den Zellen des Palissaden- und Schwammparenchyms. Nachher (17. April) hatte sich Anthocyanin auch in den Epidermiszellen gebildet.

Wie dreijährige Beobachtungen lehrten, bildet *Prunus laurocerasus* in Tartu stets gelbe absterbende Blätter, die auch nicht

1) Methodik wie in den Versuchen mit *R. odorata*. (Lippmaa, Th., „Über d. Parallel.“ etc., Sitzungsber. d. Naturforscher-Ges. bei d. Univ. Dorpat, Bd. XXX, p. 66.)

eine Spur Anthocyanin enthalten; dass jedoch den vergilbten Blättern das Vermögen Anthocyanin zu bilden nicht fehlt, zeigten die mitgeteilten Versuche.

Beob. P.-Komb.: A [(1)(1)(1)]

Leguminosae.

(162a) *Cercis siliquastrum* L.

Nach Gertz führen die Blätter im Frühjahr Anthocyanin in der oberen und unteren Epidermis¹⁾. Da nach Wiesner²⁾ die Herbstblätter ausnahmslos gelb gefärbt sind, so verhält sich diese Pflanze wie A [1(1)(1)] oder wie A [1(1)0].

163. *Anthyllis vulneraria* L.

Die Exemplare mit purpurroten Blüten (f. *Dillenii* Schult.) weisen in den vegetativen Organen nicht selten reichlichen Anthocyaningehalt auf. Die Blätter sind am stärksten am Blattrande gefärbt, doch auch die Unterseite der Blätter ist rötlich. Roten Zellsaft enthalten sowohl Blätter wie Stengel stets in den subepidermalen Zellen, die Epidermiszellen sind farblos. Auch Exemplare mit anders gefärbten Blüten führen in den vegetativen Organen ebenso lokalisierten roten Zellsaft. (5. 6. 1924, Kallaste, Muhu.) — Bei den Exemplaren, die ich Ende August bei Vägeva untersuchte, hatten sich reichlich Herbstblätter gebildet. Zum Teil waren diese rein gelb gefärbt, zum Teil aber wiesen sie eine mehr oder minder intensive Rotfärbung auf. In keinem Falle war es hier aber eine herbstliche Anthocyaninbildung, sondern die Blätter hatten ihre Frühlingspigmentation den Sommer hindurch, wenn auch etwas abgeschwächt, beibehalten. Anthocyanin führten derartige rötliche Blätter in den Palissadenzellen, zum Teil auch im Schwammparenchym. Auch die Blattstiele führten Anthocyanin in subepidermaler Zellschicht. (25. 8. 1925, Vägeva.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

164. *Caragana arborescens* Lam.

Die Knospenschnuppen sind im Winter trockenhäutig, grau gefärbt und pigmentfrei. (18. 2. 1923, Hort. Bot. Tartu.) — Als

1) Gertz, O., „Studier“, p. 237.

2) Wiesner, J., Unters. üb. d. herbstl. Entl. d. Holzgewächse, 1871, p. 480.

sich jedoch die Knospen im Frühling entfalteteten, waren die jüngeren Knospenschuppen zum Teil intensiv rot gefärbt, wobei diese Färbung durch Anthocyanin der Epidermiszellen und der subepidermalen Zellschichten verursacht war. (17. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die jungen Laubblätter, die die Knospenschuppen nur wenig überragten, fand ich gelb gefärbt und in allen Teilen anthocyaninfrei. Auch bei ca 1,5 cm langen Blättern mit grünlichem Blattstiel und gelblicher Spreite waren sowohl Spreite als Blattstiel stets frei von rotem Pigment. In dem Mesophyll befanden sich gelblichgrüne Übergangplastiden und auch Xanthoplasten. (24. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Bei blühenden Exemplaren fand ich die noch zarten, reichlich behaarten Blättchen in der Spreite stets anthocyaninfrei; dagegen traten die Rhachis und der Blattstiel bisweilen verhältnismässig intensiv rotfarbig auf. In diesen Blatteilen fand ich roten Zellsaft in peripheren subepidermalen Zellschichten. (15. 6. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Nachher verschwindet diese Rotfärbung, und auch die Blattstiele sind rein grün gefärbt.

Ende September bilden sich Herbstblätter. Diese fand ich stets gelb gefärbt, oder aber es lösten sich noch grüne Blätter ab. Nie beobachtete ich in den Herbstblättern eine Anthocyaninbildung. Auch die Rhachis und der Blattstiel waren stets anthocyaninfrei. Die gelben Blätter enthielten blassgelbe Xanthoplasten. (25. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Diese Pflanze beobachtete ich ausserdem im Altai. Sie bildet auch dort ganz ausnahmslos gelbe Herbstblätter. (Herbst 1921, Tschernal, Nord-Altai.)

Beob. P.-Komb.: A[000]

165. *Orobus vernus* L.

Die jungen Blätter sind oft ziemlich intensiv rotfarbig. In der Spreite findet sich Anthocyanin in den Zellen des Palisadenparenchyms; die Epidermiszellen sind anthocyaninfrei. Auch in der Rhachis, dem Blattstiel und Stengel, wo diese anthocyaninführend auftraten, fand ich dieselbe Anthocyaninlokalisierung. (21. 5. 1923, Hort. Bot. Tartu.) — Im Sommer sind die Blätter stets frei von Zellsaftpigment. Die jungen unreifen Hülsen führen Anthocyanin in den Zellen der Epidermis und in der ersten subepidermalen Zellschicht. So fand ich die ca 1—4,5 cm langen Hülsen gefärbt, kürzere waren gewöhnlich anthocyaninfrei.

(7. 6. 1924, Muhu.) — Herbstblätter dieser Pflanze hat Gertz¹⁾ untersucht. Roten Zellsaft enthielten sie nicht. Die Pflanze verhält sich vermutlich wie A[1(1)0].

Geraniaceae.

166. *Geranium lucidum* L.

Diese Art ist durch ihren Anthocyaninreichtum ausgezeichnet. Ich untersuchte Exemplare von den Vaika-Inseln (Saaremaa) in Estland. Im Juli fand ich ihre Blätter grösstenteils grün, nur der Blattrand erwies sich stets als anthocyaninführend. Jüngere Blätter hatten jedoch zum Teil auch ganz rote Spreiten. Bei den absterbenden Blättern tritt die Rotfärbung besonders hervor, auch sind Stengel und Blattstiele fast stets intensiv violettrot gefärbt. In der Spreite der jungen Blätter fand ich roten Zellsaft in den Epidermiszellen mit Ausnahme der Schliesszellen, die farblosen Zellsaft führten. Zum Teil enthielten auch Mesophyllzellen am Blattrande Anthocyanin. In den grünen Blättern war die Spreite grösstenteils anthocyaninfrei, der Blattrand führte Anthocyanin in bereits beschriebener Lokalisation. Die absterbenden, intensiv karminroten Blätter führten reichlich Anthocyanin in den Epidermiszellen (mit Ausnahme der Schliesszellen) und den Zellen des Palissadenparenchyms. In diesen roten Blättern hatten sich aus den Chloroplasten Xanthoplasten gebildet. Die Blattstiele und den Stengel (insbesondere dessen basale Internodien) fand ich sehr anthocyaninreich; sie führten den Farbstoff in den Epidermiszellen, in der subepidermalen Kollenchymschicht und zum Teil auch in dem tieferliegenden Parenchym. Ausserdem führten die Parenchymscheiden der Gefässbündel roten Zellsaft. (19. 6. 1925, Vaika-Inseln, Saaremaa.) — Aus diesen Angaben ist zu ersehen, dass *G. lucidum* sich wie A[1(1)1] verhalten kann. Dass diese Pflanze unter besonders ungünstigen Bedingungen bei genügender Insolation auch als iA[111] auftritt, ist sehr wahrscheinlich²⁾.

167. *Geranium palustre* L.

Die jungen Blätter fand ich intensiv braunrot gefärbt, besonders in den apikalen Teilen der Blattabschnitte. Die Nervatur

1) Gertz, O., „Studier“, p. 245.

2) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 246—247.

enthält auch in diesen Teilen nur wenig rotes Pigment. Der Blattstiel dagegen ist gewöhnlich bräunlich gefärbt. In der Blattspreite enthalten Anthocyanin die Epidermiszellen; unter den Zellen des Pallissaden- und Schwammparenchyms treten die anthocyaninführenden Zellen mehr ausnahmsweise auf. Der Blattstiel führt Anthocyanin in den Epidermiszellen und in den Zellen des subepidermalen Gewebes. (8. 6. 1925, Tartu.) — Blühende Exemplare waren grösstenteils grün. Die Spreiten sind anthocyaninfrei (Grösse der Chloroplasten ca 5μ), ebenso die Blattstiele der Stengelblätter. Bei den grundständigen Blättern dagegen sind die Blattstiele, ebenso ihre Stipeln, oft rötlich gefärbt. Die Stengelglieder sind grün, oder aber sie führen Anthocyanin in ihren apikalen Teilen. In den Blattstielen und den Nebenblättern ist Anthocyanin in den Epidermiszellen und in den Parenchymzellen, die die Gefässbündel umgeben, vorhanden. (17. 8. 1925, Tartu.)

Zu gleicher Zeit haben einige verblühende Exemplare beträchtliche Anthocyaninmengen gebildet, so dass die noch sehr chlorophyllreichen Blätter eine tiefbraune, fast schwarze Färbung angenommen haben. Dieser Prozess beginnt in den apikalen Teilen der Blattabschnitte und verbreitet sich von hier aus basipetal. Anthocyanin findet sich in der Spreite besonders reichlich in den Epidermiszellen, jedoch auch die Zellen des Palissaden- und Schwammparenchyms enthalten in den peripheren Schichten violettroten Zellsaft. (17. 8. 1925, Tartu.) Im Herbst färben sich die Blätter allmählich mehr oder minder intensiv karminrot und sterben, bald nachdem sie ihre maximale Rötung erreicht haben, ab. Die Blattspreite ist am intensivsten auf der Oberseite gefärbt, während die Unterseite nur blassrosa erscheint. Die Nervatur führt nur wenig Anthocyanin; die Epidermiszellen enthalten rosafarbenen Zellsaft; die Zellen des Palissadengewebes erscheinen intensiv rot bis violettrot gefärbt, auch die Zellen des Schwammparenchyms sind sehr anthocyaninreich. Alle Mesophyllzellen führen ausserdem gelbe Xanthoplasten (ca $1,5-2 \mu$) oder auch aus diesen hervorgegangene gelbe Öltropfen. Die Blattstiele enthalten Anthocyanin sowohl in den Epidermiszellen als in den Zellen des subepidermalen Kollenchyms und in den tieferliegenden Parenchymzellen. (7. 10. 1925, Tartu; 12. 10. 1925, Tooma.)

Die überwinternden Knospen an der Stengelbasis sind durch die rotfarbigen dünnen Nebenblätter geschützt. Die von diesen verdeckten jungen Blätter führen bereits Anthocyanin

in den Epidermiszellen, während die schützenden Nebenblätter den roten Zellsaft ausserdem auch in den inneren Zellschichten enthalten. (12. 10. 1925, Tooma.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

168. *Geranium pratense* L.

169. *Geranium pseudo-sibiricum* J. Mey.

Bei diesen *Geranium*-Arten beobachtete ich im Nord-Altai intensiv rotgefärbte Herbstblätter. (20. 8. 1921, Tschemal.) — Wahrscheinlich verhalten sich diese Pflanzen im Altai wie A [1(1)1].

170. *Geranium robertianum* L.

Diese Art kann auf losem Kalksteingeröll am Meeresstrande oft als permanentrot auftreten, wobei dann nicht nur die Stengel und Blattstiele, sondern auch die Blattspreiten intensiv rot, braunrot oder violett (Stengel) gefärbt sind. Bei Untersuchung derartiger Exemplare fand ich in der Blattspreite sowohl Epidermiszellen, als die Zellen des Palissadenparenchyms und zum Teil auch die des Schwammparenchyms reichlich anthocyaninführend. Die Blattstiele enthielten roten Zellsaft in den Epidermiszellen, in den Zellen der ersten Parenchymschicht unter der Epidermis und in den Zellen, die die Leitstränge umgeben. (5. 6. 1924, Kallaste, Muhu.) — Bei ebenso stark pigmentierten Exemplaren, die ich auf den Vaika-Inseln (Saaremaa) beobachtete, hatten sich schon Mitte Juni zum Teil absterbende basale, sehr intensiv rot gefärbte Blätter gebildet. Bei Untersuchung der letzteren wurde roter Zellsaft in den Epidermiszellen, in den Zellen des Palissadenparenchyms und in den untersten Schichten des Schwammparenchyms gefunden; nur die zentralen Teile des Mesophylls führten farblosen Zellsaft. (18. 6. 1924, Vaika-Inseln.)

Andere Exemplare, deren Blätter zur Blütezeit fast rein grün waren und Anthocyanin nur in den Blattstielen und in den Zellen des Blattrandes führten, bildeten, nachdem die Früchte gereift waren, mehr oder minder reichlich Anthocyanin. Die Bildung von rotem Zellsaft beginnt stets in den apikalen Teilen der Abschnitte der Teilblättchen und verbreitet sich allmählich über die gesamte Blattspreite. Auch in diesen „Herbstblättern“ war roter Zellsaft in den Epidermiszellen und den Zellen des Palissadenparenchyms vorhanden. Zum Teil führten Anthocyanin auch die

unteren Schichten des Schwammparenchyms. In den intensiv roten Blattstielen und Stengeln fand sich Anthocyanin in den Epidermiszellen und den subepidermalen Zellen.

An beschatteten feuchteren Standorten treten fast anthocyaninfreie Formen von *G. robertianum* auf. Sie sind viel höher (bis 50 cm); ihre Blattspreite kann eine rein grüne Färbung aufweisen, oder aber die Spitzen der Blättchenabschnitte sind rötlich gefärbt. Ebenso kann der Stengel anthocyaninfrei sein oder ist sein basaler Teil rot gefärbt. (1. 6. 1925, Tallinn.) — Wie sich diese grünen Exemplare im Frühjahr und Herbst verhalten, ist mir unbekannt¹⁾.

Beob. P.-Komb.: iA [111]

171. *Geranium sanguineum* L.

Die jungen Blätter dieser Art untersuchte Gertz²⁾, — er fand in ihnen roten Zellsaft in den Epidermiszellen.

Bei blühenden Exemplaren waren oft nur die apikalen Teile der Blattabschnitte, die Blattstiele und die Stengel rötlich gefärbt. In den geröteten Blattpartien fand sich Anthocyanin in den Epidermiszellen und den Zellen des peripheren Mesophylls. Die rötlichen Stengelteile führten Anthocyanin in subepidermalen Kollenchym- und Parenchymzellen; die Epidermiszellen waren stets anthocyaninfrei. Die Blattstiele enthielten Anthocyanin in den subepidermalen Zellschichten. (18. 6. 1924, Vilsandi, Saaremaa; 5. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.) — In anderen Fällen traten bereits blühende Exemplare verhältnismässig anthocyaninreich auf, wobei ihre Spreite eine deutliche Braunfärbung aufwies. In derartigen Blättern führten Anthocyanin Epidermiszellen und die Zellen des Palissaden- und Schwammparenchyms. (24. 6. 1924, Tagamõis, Saaremaa.)

Besonders auffällig wird die Rotfärbung der älteren Blätter von *G. sanguineum* nach dem Verblühen der Pflanze. Die Anthocyaninbildung beginnt am Blattrande, verbreitet sich jedoch bald über die gesamte Spreite. Da gleichzeitig Chlorophyllabbau stattfindet, so entstehen prachtvoll karminrote Herbstblätter. Dieser Prozess erreicht zuletzt die oberen Stengelteile, hierauf stirbt die Pflanze gewöhnlich, durch Herbstfrost geschädigt, in den oberirdischen Teilen ab. Die roten Blätter führen Anthocyanin in den Epider-

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 248—249.

2) Gertz, O., „Studier“, p. 249.

miszellen, und zwar kontinuierlich (nur die Schliesszellen enthalten farblosen Zellsaft), auch dürfte die Konzentration des Farbstoffes hier recht beträchtlich sein. Die Zellen des Palissaden- und Schwammparenchyms enthalten ebenfalls roten Zellsaft. Im Mesophyll befinden sich ausserdem ca 2,5—3 μ messende gelbe Xanthoplasten. In den Palissadenzellen haben sich diese an den inneren Tangentialwänden angesammelt, zum Teil sind die Xanthoplasten bereits zerstört. Die Blattstiele führen ebenfalls Xanthoplasten, ausserdem subepidermal lokalisiertes Anthocyanin. (15. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa; 10. 10. 1925, Tapa.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

Tropaeolaceae.

172. *Tropaeolum majus* L.

Bei den jungen Blättern dieser Pflanze sind die Spreiten anfangs fast vertikal gerichtet, so dass auch die untere Blattfläche gut belichtet ist. Die Blattspreiten sind oft bräunlich bis bläulichrot angelaufen, was durch violetten Zellsaft, den die äussersten Zellschichten des Schwamm- und Palissadenparenchyms enthalten, hervorgerufen wird. Auch der Blattstiel führt violetten Zellsaft, jedoch treten gewöhnlich die Zellgruppen, die Anthocyanin führen, isoliert auf. Der Stengel kann bei jungen Pflanzen verhältnismässig anthocyaninreich sein, auch er führt den violetten Zellsaft übereinstimmend mit den anderen Organen subepidermal lokalisiert in den Zellen der primären Rinde. (28. 6. 1923, 15. 6. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Noch vor der Blüte der Pflanzen sind die ausgewachsenen Blätter vollständig anthocyaninfrei, sowohl in allen Teilen der Spreite als im Blattstiel. Die jungen, im Wachsen begriffenen Blätter können den Sommer durch anthocyaninführend auftreten. (8. 6. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Im September bilden sich die ersten Herbstblätter. Diese sind sowohl in der Spreite als im Blattstiel schön gelb gefärbt. Die Färbung rührt her von Xanthoplasten und gelben Xanthocarotinoide enthaltenden Öltropfen. Nur die Schliesszellen führen auch in gelben Blättern unveränderte Chloroplasten. Nie beobachtete ich bei dieser Pflanze Anthocyaninbildung in den Herbstblättern. Da sich auch die Blätter mit eingeknicktem Blattstiel stets rein gelb färben, so dürfte den älteren Blättern das Vermögen das Anthocyanin zu bilden gänzlich abgehen.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]; A [(1)(1)0]

Rutaceae.

173. *Phellodendron amurense* Rupr.

Die Beobachtungen wurden an einigen Bäumen dieser Art im Botanischer Garten in Tartu ausgeführt.

Bei den tief in das Gewebe eingesenkten Knospen treten nur die apikalen Teile der bräunlichen Knospenschuppen hervor. Querschnitte lehren, dass diese in allen ihren Teilen anthocyaninfrei sind. — Auf ihrer äusseren (morphol. unteren) Fläche sind sie dicht mit bräunlichen mehrzelligen Haarbildungen bedeckt. (19. 2. 1925.) — Die jungen Laubblattanlagen lassen sich als grünliche winzige Gebilde zwischen den etwas vergrösserten Knospenschuppen frei erblicken. Alle Teile, sowohl die Niederblätter als auch die Laubblätter, sind anthocyaninfrei. (24. 4. 1925.) — Die Knospenschuppen haben sich sichtbar vergrössert und eine gelbgrüne Färbung angenommen. Am grössten ist das mediane Niederblatt, während die beiden unregelmässig dreieckigen lateralen viel kleiner sind. Dem längeren Niederblatte opponiert (also ebenfalls median) befindet sich ein junges Laubblatt. Die Niederblätter fand ich anthocyaninfrei. (12. 5. 1925.) — Ende Mai lösen sich die Niederblätter ab. Ihre unteren Teile (ca 1—1,5 mm) verbleiben an den Zweigen, denn die Abtrennungsschicht bildet sich in dieser Höhe ihrer Basis parallel. Die abfallenden Knospenschuppen sind gelblich bis grünlichgelb gefärbt und mit gebräunten Haaren bedeckt. Anthocyanin enthalten sie nicht. (28. 5. 1925.)

Junge, ca 1 cm lange Blätter sind in ihren apikalen Teilen gelblich gefärbt, während die geschützten basalen Teile grün sind. Anthocyanin ist in ihnen nicht vorhanden. (7. 5. 1925.) — Auch später untersuchte junge Blätter verhielten sich ebenso. (28. 5. 1925.) — Bei weiterer Entwicklung entstehen in den Blättern beträchtliche Chlorophyllmengen, die Blätter färben sich grün, nie aber bildet sich in ihnen Anthocyanin. Sowohl die Blattspreiten als der Blattstiel führen in allen Teilen farblosen Zellsaft. (22. 5. 1925.)

Im Herbst färben sich die Blätter dieser Art stets gelb. Die Färbung ist anfangs ziemlich intensiv, da jedoch die Xanthokarotinoide hier bald einer Oxydation unterliegen, so nehmen die Blätter eine eigenartige weisslichgelbe Färbung an, die weiter in eine etwas bräunliche postmortale übergeht. Die Vergilbung des

zusammengesetzten Blattes verläuft so, dass zuerst die basalen Teilblättchen ihren Chlorophyllgehalt verlieren, danach allmählich die anderen. In jedem Einzelblättchen aber verfärben sich zuerst die basalen Teile, darauf die apikalen und lateralen. Auch die Rhachis und der Blattstiel werden zuletzt rein gelb. Die Mesophyllzellen des gelben Blattes führen ca 2—3 μ messende sehr schwach gefärbte Xanthoplasten. Alle Blatteile sind vollständig anthocyaninfrei. (27. 9. 1923, 18. 9. 1925.)

Dennoch fehlt dieser Pflanze nicht das Vermögen, in gewissen Fällen Anthocyanin zu bilden.

Bei einem alten Baum, dessen Blätter sich, was die Blattpigmente betrifft, so verhielten, wie diejenigen der übrigen, beobachtete ich einige junge Stammzweige, die Blätter trugen, deren Blattstiele, Rhachis und Blattnervatur rot bis braunrot gefärbt waren. Die mikroskopische Untersuchung dieser Blätter ergab, dass sie roten Zellsaft in den Epidermiszellen führen. (12. 5. 1925.) — Im Sommer verschwand diese Färbung aus der Blattspreite, die Blattstiele und die Rhachis dagegen blieben grösstenteils rot gefärbt. Die jungen Blätter dieser Triebe, die ihre definitive Grösse nicht erreicht hatten, waren auch im Herbst rötlich, und es bildeten sich aus ihnen zuletzt rote Herbstblätter, die Anthocyanin ausschliesslich in Epidermiszellen enthielten. (8. 9. 1925.) — Diese Beobachtungen zeigen, dass im Wachsen begriffene Blätter bei *Ph. amurense* Anthocyanin bilden können.

Auch halbreife Früchte führen in den Zellen des Exokarps roten Zellsaft. Die Schliesszellen der Spaltöffnungen, ebenso die Zellen des Exokarps in der Umgebung der breit geöffneten Stomata führten farblosen Zellsaft. (18. 9. 1925.)

Beob. P.-Komb.: A [(1)(1)0]

Euphorbiaceae.

174. *Mercurialis perennis* L.

Die jungen Pflanzen weisen wegen des Indigogehaltes eine eigenartige bläulichgrüne Färbung auf, die sowohl im Stengel als in den Blättern zu beobachten ist; sie sind stets anthocyaninfrei. Die Chloroplasten fand ich in den Zellen gewöhnlich zu einem Ballen angesammelt. (12. 5. 1923, 12. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die verblühten Exemplare, die Ende Mai untersucht wurden, erwiesen sich ebenso als frei von rotem Zellsaft- und Plastiden-

pigmenten, sowohl in der Spreite als in dem Blattstiel und Stengel. (22. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Herbstblätter von *M. perennis* sind gelb gefärbt. Diese Färbung tritt zuerst in den apikalen Blatteilen auf und verbreitet sich weiter über die Spreite in basaler Richtung. Die Mesophyllzellen führen ca 5 μ messende Xanthoplasten. Anthocyanin oder irgendein Hämatokarotinoid tritt hier nicht auf. (28. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: [000]

175. *Euphorbia alpina* C. A. Mey.

176. *Euphorbia altaica* C. A. Mey.

177. *Euphorbia esula* L.

Diese Arten beobachtete ich unweit Tschernal (Nord-Altai) auf den südlichen mit Steppenvegetation bedeckten Abhängen in den *Pinus silvestris*- und *Larix sibirica*-Höhenstufen. Die jungen Triebe mit noch dicht gedrängten Blättern fand ich intensiv rot gefärbt sowohl bei *E. alpina* als bei *E. altaica*. (10. 4. 1921.) — Auch Ende April waren die Blätter bei diesen *Euphorbia*-Arten und auch bei *E. esula* sehr oft bräunlichrot gefärbt. (27. 4. 1921.) — Die Herbstblätter aller dieser Euphorbien sind intensiv karminrot. (28. 8. 1921.)

Was die Natur des Pigments betrifft, so habe ich in Tschernal gesammeltes Herbarmaterial untersucht. Es stellte sich heraus, dass die genannten Pflanzen übereinstimmend mit anderen *Euphorbia*-Arten¹⁾ rote Zellsaftpigmente enthalten.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

Empetraceae.

178. *Empetrum nigrum* L.

Die Exemplare, die ich Anfang April auf einem Hochmoor bei Tooma (Vägeva) untersuchte, erwiesen sich in den belichteten Teilen als stark braunrot gefärbt, während die beschatteten Teile eine grüne Färbung besaßen. Im Blatte sind die Epidermiszellen farblos, die Palissadenzellen führen karminroten Zellsaft, wobei die Konzentration des Farbstoffes in der ersten Palissadenschicht am stärksten, in den folgenden aber schwächer ist. In diesen Zellen sind die Chloroplasten ganz regelmässig an der Radial-

1) Gertz, O., „Studier“, p. 260—262.

und inneren Tangentialwand angesammelt, während sie in der Plasmaschicht an der äusseren Tangentialwand fehlen. Also befinden sich die Plastiden in jeder Zelle unter einer grossen, mit rotem Zellsaft gefüllten Vakuole. Die Zellen des Schwammparenchyms und die Epidermis der morphologischen Blattunterseite sind in dem „zusammengerollten“ Blatte anthocyaninfrei. Der kurze Blattstiel enthält ebenfalls Anthocyanin, und zwar in dem gesamten parenchymatischen Gewebe zwischen der Epidermis und den Gefässbündeln. Junge Stengelteile können ebenfalls Anthocyanin enthalten, hier ist es subepidermal lokalisiert. (8. 4. 1925.) — Als ich dasselbe Hochmoor Ende Mai besuchte, fand ich die Pflanze grün gefärbt. Die Blattlamina führt überhaupt keine Zellen mit rotem Zellsaft. Auch die Blattstiele sind nur an ihrer Basis rötlich gefärbt. Die Pigmentlokalisation ist wie beschrieben. Die jungen Blätter, die sich in diesem Sommer gebildet haben, sind auf ihrer belichteten Fläche — sie stehen fast vertikal — bräunlich gefärbt. Roten Zellsaft führten diese Blätter ausschliesslich in Palissadenzellen. (15. 5. 1923, Heide bei Waschina Gora; 1. 6. 1925, Mustoja, Petserimaa.) — Diesjährige Blätter fand ich im Herbst grösstenteils etwas rötlich gefärbt, und zwar auf ihrer Unterseite (morphologische Oberseite der aufrechtstehenden Blätter). Anthocyanin führt das Palissadenparenchym. Die einjährigen Blätter sind tief grün gefärbt und in der Spreite anthocyaninfrei. Die Lokalisation des roten Pigments im Blattstiele ist wie oben angegeben. Die zweijährigen Blätter haben sich zum Teil bräunlich bis braunrot gefärbt, die ältesten sind karminrot. In diesen roten „Herbstblättern“ sind die Chloroplasten in schöne gelbe Xanthoplasten verwandelt, die sich an der inneren Tangentialwand der Palissadenzellen angesammelt haben. Die Blätter führen reichlich roten Zellsaft in den Palissadenzellen. Es ist auch bei *E. nigrum* deutlich zu sehen, dass die Bildung des Anthocyanins im Blatte zu einer Zeit beginnt, wo dieses noch reichlich Chlorophyll führt. (19. 6. 1925, Hochmoor bei Tooma.) — Bevor die Blätter absterben, entsteht in ihnen, falls sie belichtet sind, ganz regelmässig Anthocyanin, und sie färben sich intensiv rot. Die Farbstofflokalisation fand ich stets so, wie bereits beschrieben. (25. 8. 1925, 6. 10. 1925, Hochmoor bei Tooma.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1..1]

Anacardiaceae.

(178 a.) *Cotinus coggygia* Scop.

Bei dieser Pflanze beobachtete Gertz¹⁾ reichliche Anthocyaninbildung. In den jungen Blättern enthielten roten Zellsaft die Epidermiszellen, in den Herbstblättern dagegen ausschliesslich die Palissadenzellen. Auch Wiesner²⁾ beobachtete rote Herbstblätter bei *Rhus cotinus* (syn. *C. coggygia*).

179. *Rhus radicans* L.

Als ich diese Pflanze im Botanischen Garten in Tartu Ende September untersuchte, waren junge Blätter, die ihre definitive Grösse noch nicht erreicht hatten, rötlichbraun gefärbt, die Mehrzahl der Blätter war grün, und es hatten sich auch prachtvoll karminrote Herbstblätter gebildet. Es lagen also gleichzeitig alle Stadien der Blattentwicklung vor.

In den jungen Blättern hatte sich die Blattspreite bräunlich gefärbt, nur die Umgebung der Leitstränge war gewöhnlich grün. In der Spreite fand ich roten Zellsaft ausschliesslich in den Palissadenzellen. Bei den grünen Blättern waren die Hauptnerven mehr oder weniger braunrot, die Stiele der Einzelblättchen, ebenso die basalen Teile der Blattstiele, violettrot gefärbt. Ausgenommen die Nervatur, fand ich die Blattspreite anthocyaninfrei. Die Chloroplasten massen ca 3—5 μ . In den geröteten Blatteilen fand ich Anthocyanin subepidermal lokalisiert.

Die herbstliche Anthocyaninbildung beginnt im noch grünen Blatte, und zwar an besonders exponierten Stellen. Die Blättchen sind den Nebennerven erster Ordnung parallel leicht gefaltet. Die basiskopen Teile der Falten an den herabhängenden Blättchen röten sich zuerst, oft bleiben die entgegengesetzten Faltenflächen überhaupt anthocyaninfrei. Deshalb bilden sich, nachdem die grünen Pigmente abgebaut sind, entsprechend gefärbte Herbstblätter, bei denen gelbe und rote Blattregionen miteinander abwechseln. In anderen Fällen ist die Pigmentation schwächer, oder aber die ganze Spreite der Teilblättchen ist rot gefärbt. In den roten Herbstblättern sind die Epidermiszellen farblos; die Palissadenzellen enthalten oft in sämtlichen Zellen karminroten Zell-

1) Gertz, O., „Studier“, p. 265.

2) Wiesner, J., 1871, p. 481.

saft. Die Zellen des Schwammparenchyms sind fast pigmentfrei. Die Stiele der Einzelblättchen führen reichlich Anthocyanin und sind violettrot gefärbt. Das Anthocyanin befindet sich in den peripheren Parenchymschichten unter der Epidermis und in den Zellen, die die Gefässbündel umgeben. In dem Blattstiel fand ich eine ebensolche Anthocyaninlokalisierung. (27. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

(179 a.) *Rhus typhina* L.

(179 b.) *Rhus toxicodendron* L.

Bei diesen Arten beobachtete Gertz¹⁾ sowohl in den Frühlingsblättern als in den Herbstblättern reichliche Anthocyaninbildung. In den ersteren fand er in der Blattspreite epidermal lokalisierten roten Zellsaft, bei den Herbstblättern aber trat Anthocyanin ausschliesslich in den Zellen des Palissadenparenchyms auf. Auch Wiesner²⁾ beobachtete bei beiden Arten rote Herbstblätter.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

Aquifoliaceae.

180. *Ilex aquifolium* L.

Über diese Art liegen Beobachtungen von Overton vor. Er fand bei dieser Pflanze stark rötlich gefärbte junge Blätter, die nachher im Sommer grün wurden und im Herbst, besonders auf sonnigen Abhängen, eine ausgeprägte braunrote Winterfärbung annahmen³⁾. Die überwinterten Blätter sterben im zweiten Sommer, soviel ich an den Exemplaren im Botanischen Garten in Tartu sehen konnte, ab und färben sich hierbei in der Regel gelb. Jedoch kann noch im grünen Blatte Anthocyaninbildung stattfinden, wodurch dann ausnahmsweise rötlich gefärbte Herbstblätter entstehen. Overton beobachtete in den Blättern in allen Fällen eine subepidermale Pigmentlokalisierung. Ich fand bei Untersuchung der Blätter folgendes:

1) Gertz, O., „Studier“, p. 265—266.

2) Wiesner, J., Unters. über d. herbstl. Entlaub. d. Holzgewächse, 1871, p. 481.

3) Overton, E., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 33, 1899, p. 209.

Die jungen, ca 1—3 cm langen Blätter sind schokoladenbraun gefärbt. Die Epidermis ist anthocyaninfrei; die Palissadenzellen führen violettroten Zellsaft, zum Teil sind auch die Zellen des Schwammparenchyms anthocyaninführend, nur treten in letzterem sehr oft auch Zellen mit farblosem Zellsaft auf. Die Chloroplasten messen ca 4—6 μ . — Die grünen Blätter sind in der Spreite anthocyaninfrei; dagegen ist der Blattstiel stets bräunlich bis rötlich gefärbt. Er enthält Anthocyanin in subepidermalen Parenchymzellen. — Gelbe Herbstblätter führen in den Zellen reichlich intensiv gelbe Xanthoplasten, deren Grösse ca 2,5—3 μ beträgt. Die Blattspreite ist anthocyaninfrei, gewöhnlich führen auch die Blattstiele in den vergilbten Blättern weniger Anthocyanin als in den grünen. In den Fällen, wo sich gerötete Herbstblätter bilden, befindet sich der rote Zellsaft in den Mesophyllzellen. (30. 8. 1925, 26. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)..(1)]

Celastraceae.

181. *Evonymus europaea* L.

Im Winter enthalten die Knospenschuppen Anthocyanin. Da sie jedoch nicht besonders reich an letzterem sind, so erscheinen sie bräunlichgrün. Nur die apikalen Teile und die Randpartien der Knospenschuppen sind rot gefärbt; ihre verdeckten Teile sind stets rein grün und erweisen sich als anthocyaninfrei. In den bräunlichen und roten Teilen führen roten Zellsaft ausschliesslich Epidermiszellen. (19. 2. 1925, 22. 3. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospenschuppen sind noch grösstenteils vorhanden, fallen aber meist bei Berührung ab; es hat sich also eine Abtrennungsschicht gebildet. Die Knospenschuppen sind gelblich gefärbt, nur die apikalen Teile und der Blattrand sind rot und führen entsprechend gefärbten Zellsaft in den Epidermiszellen. (12. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospenschuppen von *E. europaea* verhalten sich wie A [111].

Die jungen Blätter enthalten roten Zellsaft, doch sind sie nicht besonders anthocyaninreich. Sie sind grün, mehr oder minder intensiv rot angelaufen, besonders in den apikalen Teilen auf der Blattunterseite. (24. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Bei Pflanzen, die im Blühen begriffen waren und bei denen die Blätter zum Teil schon ihre definitive Grösse erreicht hatten, fand ich

die Spreite und die Blattstiele anthocyaninfrei. Die jungen Blätter führen zu dieser Zeit Anthocyanin (in Epidermiszellen). (21. 5. 1923, Hort. Bot. Tartu.)

Die Bäume besitzen schon fast reife, intensiv rot gefärbte, jedoch geschlossene Früchte. Die Blätter der unteren, mehr beschatteten Zweige sind flach ausgebreitet und gewöhnlich vollständig anthocyaninfrei. In anderen Fällen dagegen sind die Blattränder und zuweilen auch die gesamte Oberseite der Blätter braunrot, fast schwarz gefärbt. Dagegen sind die Blätter an den oberen Zweigen, die dem Winde, niedriger Nachttemperatur und stärkerer Belichtung mehr ausgesetzt sind, anders gestaltet. Sie sind nämlich oft eingerollt, wobei die Blattoberseite die konkave Seite bildet und die Blattränder sich fast berühren. Die Blattunterseite ist deshalb in den lateralen Teilen gut belichtet, während die Oberseite des Blattes beschattet ist. Diese Blätter haben beträchtliche Anthocyaninmengen gebildet, und zwar besonders in den lateralen Teilen auf der Blattunterseite, während die dem Boden zugewandten zentralen Teile anthocyaninfrei sind. Wo sich viel Anthocyanin gebildet hat, ist die Blattoberseite fast schwarz, die Unterseite aber eigenartig bräunlich karminrot, denn die Blätter sind noch sehr chlorophyllreich. Auch die Blattstiele enthalten oft Anthocyanin. Also beginnt auch bei *E. europaea* die herbstliche Anthocyaninbildung im noch grünen Blatte. In der Blattspreite fand ich roten Zellsaft ausschliesslich in den Epidermiszellen. Da, wo sich die Blattoberseite gefärbt hat, können sämtliche Zellen roten Inhalt führen. Auf der unteren Seite des Blattes fand ich die Umgebung der Stomata in der Regel anthocyaninfrei. Im Blattstiel enthalten roten Zellsaft ebenfalls ausschliesslich Epidermiszellen. (7. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Es vergingen fast drei Wochen, bis aus den beschriebenen Blättern prachtvoll rote Herbstblätter entstanden. — In Mesophyllzellen dieser Blätter befanden sich gelbe Xanthoplasten, der Zellsaft war stets farblos. Anthocyanin führten ausschliesslich Epidermiszellen. (6. 10. 1923, 25. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A[1(1)1]

Aceraceae.

182. *Acer mandshuricum* Maxim.

Die Knospen sind im Winter bräunlich gefärbt, was dadurch bedingt ist, dass die äussersten Knospenschuppen abgestorben

sind. Ihnen folgen Schuppen, die nur in den apikalen Teilen gebräunt sind, in den mittleren eine mehr oder minder intensiv rötliche, an der Basis aber gewöhnlich eine weissliche Färbung aufweisen. Diese Knospenschuppen führen roten Zellsaft in peripheren Zellschichten direkt unter der Epidermis. (19. 2. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospen haben sich sehr vergrössert und sehen jetzt eigenartig bunt aus. Den äussersten, abgestorbenen bräunlichen Knospenschuppen folgen innere, die sich beträchtlich verlängert haben und deren rotgefärbte turgeszente mittlere Teile die braune dreieckige abgestorbene Spitze tragen. Die Knospenschuppen führen reichlich Anthocyanin in den Epidermiszellen und den äussersten Schichten des Mittelgewebes. Die Zellen führen verhältnismässig wenig Chlorophyll. (24. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospenschuppen sind, ohne dass ihre Rotfärbung an Intensität abgenommen hätte, vertrocknet. Sie verdorren gewöhnlich noch an der Pflanze und fallen dann ab. (12. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospenschuppen verhalten sich wie A [111].

Die jungen Blätter sind sehr anthocyaninreich: ihre Nervatur ist karminrot, die Spreite mehr braunrot, die basalen Teile, die von den Knospenschuppen bedeckt sind, erscheinen grünlich. Roten Zellsaft führen Epidermiszellen und in den Blattnerven auch subepidermale Zellschichten. (24. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Ende Mai fand ich die jüngsten Blätter intensiv rot gefärbt; die Blätter, deren Spreite ca 3—4 cm betrug, waren braunrot, während 5—6 cm messende Blattspreiten stellenweise rötliche Färbung aufwiesen, sonst aber grün waren. Bei den Blättern, die ihre endgültige Grösse erreicht hatten, fand ich die Spreiten der Teilblättchen rein grün gefärbt, nur ein sehr schmaler Streifen am Blattrande war rot. Zuweilen besaßen diese Färbung auch die Mittelnerven der Einzelblättchen, während der Blattstiel stets intensiv braun- bis violettrot gefärbt war. In der Blattspreite fand ich Anthocyanin in den Epidermiszellen und in den subepidermalen Mesophyllzellen. Im Blattstiel führten farblosen Inhalt die Epidermiszellen, die Kollenchymzellen dagegen enthielten reichlich Anthocyanin, ebenso die Parenchymzellen in der Umgebung der Gefässbündel. (29. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Die herbstliche Anthocyaninbildung beginnt in Tartu Mitte September; die Geschwindigkeit der Verfärbung ist sehr beträchtlich: in einigen Tagen nehmen die Bäume mit vorher grünem

Laube eine sehr augenfällige Rotfärbung an. Diese Färbung tritt an jedem Zweige in den Blättern der oberen besser belichteten Seite auf, so dass der Baum direkt von unten gesehen noch rein grün erscheint. Da, wo ein Blatt von einem anderen verdeckt ist, bleibt es grün und wird, nachdem das Chlorophyll abgebaut ist, rein gelb, während die geröteten Blätter und Blatteile nach dem Verschwinden der grünen Pigmente eine schöne zinnberrote Farbe annehmen, die im Blattstiel in violettrot übergeht. Die Blattunterseite ist gelblich oder rosa. In der Blattspreite sind aus den Chloroplasten Xanthoplasten entstanden, die 2,5—4 μ messen. Die äusserst hohen Zellen (ihre Länge ist ungefähr das Zehnfache ihrer Breite) des Palissadenparenchyms führen reichlich Anthocyanin gelöst im Zellsaft. Das Schwammparenchym ist gewöhnlich anthocyaninfrei, ebenso enthalten die Epidermiszellen auf der Blattoberseite in der Regel farblosen Zellsaft, während sie auf der Unterseite auch mit rotem Zellsaft auftreten. Im Blattstiel führen die Epidermiszellen Anthocyanin, ebenso die peripheren Kollenchymzellen und die Parenchymzellen in der Umgebung der Leitstränge. Die Blätter, die während der ersten Periode der Verfärbung Anthocyanin nicht ausbilden, ergeben gelbe Herbstblätter. (27. 9. 1923, 25. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

183. *Acer platanoides* L.

Die Knospen sind im Winter bräunlichrot gefärbt; diese Färbung ist jedoch deutlich nur bei den freiliegenden Teilen, während die basalen bedeckten einen mehr grünlichen Ton aufweisen und gewöhnlich anthocyaninfrei sind. Den äusseren vier Knospenschuppen folgen innere, die wenig oder überhaupt keine Zellsaftpigmente besitzen, dafür aber dicht von bräunlichen Haaren bedeckt sind. In den Knospenschuppen fand ich Anthocyanin in den äussersten Zellschichten des Mesophylls, während die Epidermiszellen farblosen Zellsaft führten. Das zentrale Gewebe ist verhältnismässig reich an Chloroplasten. (20. 2. 1925, 24. 2. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die inneren Knospenschuppen haben sich beträchtlich vergrössert; sie sind nicht selten ca 3 cm lang und 1 cm breit und führen anscheinliche Anthocyaninmengen. Was die Lokalisation des Zellsaftpigmentes betrifft, so fand ich reichlich Anthocyanin in den Zellen der subepidermalen Schicht auf der morphologischen Unterseite dieser Gebilde, während die Ober-

seite nur wenig Farbstoff führte. Epidermiszellen enthielten farblosen Zellsaft. (24. 3. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Diese Knospenschuppen vergrössern sich weiter und bilden zum Teil Übergangsblätter mit rudimentärer Spreite. Sie haben sich nach aussen umgerollt, und besonders ihre mittleren Teile sind sehr anthocyaninreich. (20. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospenschuppen haben Herbstfärbung angenommen. Die Chloroplasten des Innengewebes sind in gelbe Xanthoplasten umgewandelt, der rote Zellsaft ist erhalten geblieben, und so sind die Knospenschuppen karminrot bis gelb gefärbt. Anthocyanin findet sich auch jetzt ausschliesslich in subepidermalen Zellen. Die Knospenschuppen haben eine Abtrennungsschicht ausgebildet und sind grösstenteils abgefallen, oder sie lösen sich bei Berührung ab. (12. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospenschuppen verhalten sich wie A [111].

Die Blattspreiten der jungen aufrecht stehenden Blätter sind zwischen den grösseren Nerven gefaltet. Die Nervatur auf der Blattunterseite, die Spitzen der Blattzipfel und der Blattrand sind violettrot bis braunrot gefärbt. Die Blattspreite führt roten Zellsaft in den Epidermiszellen, jedoch ist die Färbung gewöhnlich nur rosa, während tieferliegende Zellen, wo sie anthocyaninführend auftreten, eine viel intensivere Färbung aufweisen. Der Blattstiel führt rötlichen Zellsaft in den Epidermiszellen, doch ist hier die Konzentration des Farbstoffes unbeträchtlich. Die Hauptmengen von Anthocyanin befinden sich in den tieferliegenden Kollenchym- und Parenchymzellen und in den Zellen in der Umgebung der Leitstränge. (20. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Bäume mit halbreifen Früchten besitzen fast anthocyaninfreie Blätter. Nur die Hauptnerven in ihrer basalen Hälfte, ebenfalls der Blattstiel, sind mehr oder minder intensiv braunrot gefärbt. In den geröteten Teilen führen die Epidermiszellen farblosen Zellsaft. Anthocyanin enthalten die peripheren Kollenchym- und Parenchymzellen. (22. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Im Herbst tritt unter günstigen Bedingungen stets eine Anthocyaninbildung auf, jedoch nur bei gut belichteten Blättern. Es bilden sich auf der Blattspreite fast gleichzeitig grosse bräunliche Flecke, die sich schnell vergrössern und den Raum zwischen den Hauptnerven einnehmen. Letztere haben sich gewöhnlich in dieser Zeit ebenso intensiv rot gefärbt, und nur schmale Streifen der Spreite in der Nähe der Nerven bleiben noch lange grün.

Gleichzeitig mit den beschriebenen Veränderungen findet Chlorophyllabbau statt, zuletzt bildet sich die Abtrennungsschicht. Oft lösen sich die Blätter früher ab, ehe die Rotfärbung sich über die ganze Blattspreite verbreiten kann. Auch können die abgefallenen Blätter beträchtliche Chlorophyllmengen enthalten. — In der Blattspreite fand ich folgende Anthocyaninlokalisation: Epidermiszellen führen roten Zellsaft, und zwar besonders auf der Blattoberseite, während die untere Epidermis gewöhnlich nur am Blattrande anthocyaninführend auftritt; die Palissadenzellen und die peripheren Schichten des Schwammparenchyms führen reichlich Anthocyanin. In den Zellen befinden sich ausserdem ca 2,5—3 μ messende Xanthoplasten. Blätter, die vor dem Vergilben Anthocyanin nicht ausgebildet haben, fallen gelb ab, nur ihr Blattstiel und oft auch die Nervatur sind rot bis rötlich. Sie führen Anthocyanin in subepidermaler Lokalisation. (19. 10. 1923, 8. 9. 1925, 25. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]; A [1(1)(1)]

184. *Acer platanoides* L. var. *purpurea*.

Die Knospenschuppen verhalten sich bei dieser Form ebenso wie bei der grünblättrigen Stammform. — Die jungen Blätter sind stark braunrot, jedoch auch die erwachsenen Blätter, die Ende Mai untersucht wurden, erwiesen sich als rotbraun gefärbt, wobei allerdings auch Grünfärbung oft zu beobachten war. Besonders anthocyaninreich waren die Hauptnerven und die Blattstiele. In der Blattspreite ist die Pigmentlokalisation folgende: die Zellen der oberen Epidermis sind in der Regel anthocyaninfrei, die Epidermiszellen der Blattunterseite, ausgenommen die Schliesszellen der Stomata, führen ganz kontinuierlich roten Zellsaft. Ausserdem enthalten reichlich Anthocyanin die Zellen des Palissadenparenchyms und die Parenchymzellen in der Umgebung einzelner Leitstränge. Im Blattstiel tritt Anthocyanin in den Epidermiszellen, in den Zellen des Kollenchymringes und in den Parenchymzellen in der Umgebung der Leitstränge auf. (28. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Im Sommer werden die Blätter grüner, führen aber immerhin sowohl in der Spreite als in dem Blattstiel roten Zellsaft in Epidermiszellen und subepidermalen Zellschichten. Die Herbstblätter verhalten sich ebenso wie bei der grünblättrigen Form.

Beob. P.-Komb.: + A [111]

185. *Acer tataricum* L.

Die äussersten Knospenschuppen sind abgestorben (bräunlich); die ihnen folgenden sind nur im apikalen Teil gebräunt, der übrige Teil ist anthocyaninführend. Die inneren Knospenschuppen sind mit silberweissen Haaren bedeckt und rötlichbraun gefärbt. Anthocyanin findet sich in den Knospenschuppen in den 2—3 äussersten subepidermalen Zellschichten auf ihrer morphologischen Unterseite, während die Epidermis farblos ist. Auch die subepidermalen Zellschichten auf der morphologischen Oberseite der Niederblätter führen Anthocyanin, nur ist hier die Farbstoffkonzentration gering. (24. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospenschuppen sind zum Teil grünlich gefärbt, nur eine breite Randzone und der apikale Teil sind rot, die meisten haben sich in den mittleren Teilen gelb gefärbt und viele sind abgefallen. (13. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die abfallenden, rein gelb gefärbten Knospenschuppen sind gewöhnlich anthocyaninfrei. (22. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Die jungen Blätter führen in der apikalen Hälfte der gefalteten Blattspreite besonders reichlich Anthocyanin, und zwar ausschliesslich in den peripheren Mesophyllschichten. Die Blattstiele sind am stärksten rot auf der oberen Seite und an der Basis. Hier sind die Epidermiszellen farblos, die peripheren subepidermalen Zellschichten führen roten Zellsaft. (12. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Blätter, die ihr Wachstum abgeschlossen haben (oder aber schon jüngere Blätter), besitzen grüne anthocyaninfreie Spreiten. Die Blattstiele dagegen sind stets mehr oder minder rötlich gefärbt und führen roten Zellsaft in schon beschriebener Lokalisation. (22. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Die herbstliche Anthocyaninbildung beginnt im grünen Blatte. In den Herbstblättern, die sich prachtvoll karminrot färben können, aber bei ungünstiger Witterung oder bei Pflanzen beschatteter Standorte auch gelb sind, führen roten Zellsaft die Zellen des Palissadenparenchyms und zum Teil auch das Schwammparenchym. Die Epidermiszellen fand ich in einigen Fällen anthocyaninführend, in anderen aber nicht. Die Blattstiele sind intensiv violettrot gefärbt und enthalten Anthocyanin in den peripheren Kollenchym- und Parenchymzellen. (31. 8. 1923, 25. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]; A [1(1)(1)]

Hippocastanaceae.

186. *Aesculus hippocastanum* L.

Die jungen Blätter sind nicht besonders pigmentreich, jedoch führen sie fast stets etwas Anthocyanin in der Spreite der Einzelblättchen. Rosaroten Zellsaft fand ich in den Epidermiszellen und zum Teil auch in den peripheren subepidermalen Zellen. Öfter tritt diese Färbung bei jüngeren Bäumen auf; alte Exemplare bilden nicht selten in den Blättern der basalen Schösslinge sehr reichlich Anthocyanin. (25. 5. 1923, Hort. Bot. Tartu.) — Im Sommer fand ich die Blätter rein grün gefärbt und sowohl Spreite wie Blattstiel mit durchaus farblosem Zellsaft. Die jungen Blätter dagegen können den Sommer über bis zum Spätherbst in subepidermalen Zellen Anthocyanin enthalten.

Die Herbstblätter sind in der Regel gelb gefärbt ¹⁾ und in allen Teilen vollkommen frei von rotem Pigment. Die Xanthoplasten (ca 4 μ), die die Färbung bedingen, waren oft in den Zellen in gelben Ballen angesammelt. In anderen Fällen führen die Blätter in der Spreite (besonders in den basalen Teilen der Einzelblättchen) und im Blattstiel Anthocyanin. Hierbei fand ich in der Spreite den gefärbten Zellsaft in den Zellen des Palissadenparenchyms, im Blattstiel aber in den subepidermalen Zellen. Derartige rote Herbstblätter sind immer die jüngsten Blätter der Triebe, nämlich diejenigen, bei denen die „Jugendfärbung“ noch nicht verschwunden ist, wenn der Chlorophyllabbau beginnt. Nach einigen Tagen lösten sich die Blätter ohne vorhergehende Anthocyaninabnahme ab. (25. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

Sapindaceae.

187. *Koehltreuteria paniculata* Laxm.

Die jungen Blätter sind durch reichliche Anthocyaninbildung ausgezeichnet. Ihre dichtstehenden Einzelblättchen sind auf der morphologischen Unterseite besonders stark pigmentiert. Roten Zellsaft führen die Epidermiszellen auf beiden Blattseiten, ausserdem aber auch periphere Zellschichten des Mesophylls, die der unteren Epidermis anliegen. (12. 4. 1924, Hort. Bot. Tartu.)

1) W h e l d a l e O n s l o w beobachtete rote Herbstblätter. (W h e l d a l e O n s l o w, The Anthocyanin Pigments, p. 24.)

Die Blätter sind im Sommer grün gefärbt. Dass ihnen aber das Vermögen Anthocyanin zu bilden nicht fehlt, beweisen Blätter mit verletztem Blattstiel, mit eingeknickter Blattspreite etc., die sich oft rot färben. Wiesner beobachtete Rotfärbung in Folge von Ringelung. Er schreibt: „An *Koehltreuteria paniculata*, welche, soviel ich sehen konnte, nur gelb gefärbte Blätter im Herbst trägt, habe ich auf dieselbe Weise (Ringelung) rote Blätter erhalten, deren Farbstoff mit dem durch Säuren geröteten Anthocyan übereinstimmte“¹⁾. Herbstblätter färben sich gelb und sind in der Regel anthocyaninfrei.

P.-Komb.: A [1(1)(1)]

Rhamnaceae.

188. *Frangula alnus* Mill.

Bei dieser Art fehlen bekanntlich Knospenschuppen. Die noch unentwickelten Laubblätter überwintern frei. Sie sind dicht mit bräunlichroten mehrzelligen Haaren bedeckt, die anfangs eine mehr violettrote Färbung aufweisen, später aber auf der exponierten Fläche (morphol. Blattunterseite) eine bräunliche Farbe annehmen. Die Epidermiszellen fand ich in der Blattspreite mit farblosem Zellsaft, die peripheren subepidermalen Zellen führten oft reichlich Anthocyanin. (24. 2. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Im Frühjahr, als die Blätter sich etwas vergrößert hatten, war die Unterseite der zusammengefalteten Blattspreite, besonders in den stärkeren Nerven, anthocyaninführend, und zwar in subepidermalen Zellen. (24. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Blätter, die Anfang Juni untersucht wurden, waren rein grün gefärbt. Die ca 5 cm lange Blattspreite erwies sich in allen Teilen als anthocyaninfrei, dagegen führten die Blattstiele roten Zellsaft in den subepidermalen Kollenchymzellen und in den peripheren Zellschichten des tiefer folgenden Parenchyms. (2. 6. 1923, Hort. Bot. Tartu.)

Bei *F. alnus* können die Herbstblätter gelb gefärbt sein, und zwar an unteren beschatteten Zweigen oder auch an der ganzen Pflanze, wenn die Aussenbedingungen irgendwie ungünstig sind. In der Regel findet aber im Herbst Anthocyaninbildung statt; diese beginnt auch bei *F. alnus* im grünen Blatte. — Die roten Herbstblätter führen in der Spreite am reichlichsten Anthocyanin auf der Blattoberseite. Roten Zellsaft enthalten hier die Epider-

1) Wiesner, J., 1871, p. 483.

miszellen und die Zellen des Palissadenparenchyms. Das Schwammparenchym führt Anthocyanin gewöhnlich nur in der Umgebung der Leitstränge. Die Epidermiszellen der Blattunterseite enthalten nur wenig Anthocyanin, wobei der Farbstoff in isolierten Zellkomplexen auftritt. Der Blattstiel ist bei derartigen Blättern gewöhnlich stark gerötet und führt Anthocyanin in den Epidermiszellen, den Zellen des Kollenchymringes und in den nach innen zu folgenden äusseren Parenchymschichten. Die gelben Herbstblätter unterscheiden sich dadurch, dass sie nur Xanthoplasten enthalten, während das rote Zellsaftpigment vollständig fehlt. (10. 9. 1923, 24. 9. 1923, unw. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]; A [1(1)(1)]

Vitaceae.

(188 a) *Vitis vinifera* L.

Die jungen Blätter führen reichlich Anthocyanin und sind bräunlichrot gefärbt. Sie sind von Engelmann¹⁾ und Gertz²⁾ untersucht worden. Diese Autoren fanden, dass der rote Zellsaft hier ausschliesslich in Epidermiszellen auftritt. Nachher werden die Blätter grün, im Herbst aber tritt oft Anthocyaninbildung ein, wobei sich die Blätter rot färben. Derartige Herbstblätter sind von Buscalioni und Pollacci, Rathay und Gertz untersucht worden. Den roten Zellsaft fanden alle diese Forscher in den Palissadenzellen und zum Teil auch in den Zellen des Schwammparenchyms; die Epidermiszellen dagegen waren stets farblos. Dass auch im Sommer eine durch Anthocyaninbildung verursachte Rotfärbung auftreten kann, bewies Rathay, und zwar beobachtete er Rötung infolge von mechanischen Verletzungen. — Nach diesen Beobachtungen zu urteilen, tritt *V. vinifera* oft als A [1(1)1] auf.

189. *Parthenocissus quinquefolius* L. (Planchon.)

Die jungen Blätter sind anfangs von verhältnismässig grossen seitlichen Stipeln bedeckt. Diese sind auf ihrer Aussenfläche (morphol. Unterseite) mehr oder weniger rötlich gefärbt. Sie führen roten Zellsaft in den Epidermiszellen. (2. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Nachher werden die Nebenblätter blassgrünlich und führen nur wenig Anthocyanin, oder aber sie sind ganz frei von rotem Pigment. (12. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Der Chlo-

1) Engelmann, Th., Botan. Zeitg., 45 Jahrg., 1887, p. 430.

2) Gertz, O., „Studier“, p. 277.

rophyllgehalt der Stipulae hat sich sehr vermindert, und diese erscheinen in den Teilen, wo Anthocyanin sich nicht gebildet hat, gelblich gefärbt. Die Anthocyaninlokalisierung ist in den Nebenblättern gegenwärtig eine ganz andere, als im Frühjahr: nur periphere Schichten des subepidermalen Gewebes führen Anthocyanin, während die Epidermiszellen stets farblosen Zellsaft enthalten. Am stärksten ist die Rotfärbung auf der morphologischen Unterseite der Nebenblätter. Es hat sich bei einigen Nebenblättern eine Abtrennungsschicht gebildet, grösstenteils sitzen die Stipulae aber noch fest. (28. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Bevor sich die Nebenblätter loslösen, nehmen sie eine oft intensive Rotfärbung an, und zwar auf der gesamten Aussenfläche. Am stärksten ist die Färbung in ihren apikalen Teilen und den Randpartien. In diesen „Herbststipeln“ sind die Epidermiszellen farblos; die peripheren subepidermalen Parenchymzellen führen reichlich roten Zellsaft auf der morphologischen Aussenseite der Stipeln. (8. 6. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Die Blattstiele der jungen Laubblätter erheben sich bereits 1—3 cm über die Nebenblätter; die Blattspreite ist noch gefaltet und besonders in der Nervatur, dem Blattrande, zum Teil auch in der übrigen Blattspreite braunrot gefärbt. Die Lokalisation des Pigments fand ich überall dieselbe, — Träger des roten Zellsaftes waren stets die Epidermiszellen. Nur war die Konzentration der roten Lösung in den Zellen, die sich über den Leitsträngen befinden, am höchsten. Die Schliesszellen führten farblosen Zellsaft. (10. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Laubblätter haben zum Teil ihre definitive Grösse erreicht. Die Spreiten der Teilblättchen sind in der Regel in allen Teilen anthocyaninfrei, ihre kurzen Stiele dagegen sind im basalen Teil intensiv violettrot gefärbt und führen reichlich Anthocyanin im Zellsaft der peripheren subepidermalen Zellen und in den Epidermiszellen. Das rotgefärbte Gewebe befindet sich in den Furchen zwischen den hervortretenden Kollenchymsträngen, auf der Oberseite der Stiele. In dem Blattstiel tritt die Rotfärbung in den mittleren und apikalen Teilen deutlich auf; die Lokalisation des roten Pigments ist wie in den Stielen der Einzelblättchen. (28. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die jungen Blätter führen auch später in den Epidermiszellen reichlich Anthocyanin. (29. 6. 1923, Hort. Bot. Tartu.)

Die herbstliche Anthocyaninbildung beginnt stets in grünen

Blättern. Zuerst färben sich die apikalen Teile und der Blattrand der Einzelblättchen, von diesen Stellen aus bewegt sich die Rotfärbung dem Mittelnerv zu, — so wird bald die ganze Spreite sehr dunkel rotbraun. Die Blätter enthalten während dieser Periode noch reichlich Chlorophyll, obschon die absoluten Chlorophyllmengen geringer sind, als im Sommerblatte. Weiter wird bei gleichzeitiger Anthocyaninbildung das Chlorophyll abgebaut, und so entstehen zuletzt die prachtvoll karminrot gefärbten Herbstblätter des wilden Weines. Es sei noch bemerkt, dass immer eine sehr deutliche Abhängigkeit der Anthocyaninbildung von der Belichtung beobachtet wurde. Die beschatteten Blätter liefern rein gelbe Herbstblätter oder, wenn die Beschattung ungenügend ist, rosa oder rötlich gefärbte¹⁾. Bei den Herbstblättern ist roter Zellsaft in den Blattspreiten sowohl in den Epidermiszellen als in den Zellen des Palissadengewebes vorhanden. Das Schwammparenchym führt nur wenig roten Farbstoff. Am reichlichsten hat sich Anthocyanin in den Zellen des Blattrandes ausgebildet. Aus den Chloroplasten sind ca 2,5 μ messende Xanthoplasten entstanden, oder aber diese sind zerstört und es haben sich gelbe Öltropfen gebildet. Die Stiele der Einzelblättchen, ebenso die Blattstiele, sind intensiv violettrot gefärbt. Sie führen roten Zellsaft in den Epidermis- und Kollenchymzellen und in den peripheren Parenchymschichten. Die Hauptmengen von Anthocyanin befinden sich in den 2—3 äussersten Zellschichten. — Die gelben Herbstblätter besitzen ebensolche Blattstiele, die Spreite kann aber vollständig anthocyaninfrei sein. (6. 10. 1923, 7. 9. 1925, Tartu; 26. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob.-P.-Komb.: A [1(1)1]

Tiliaceae.

190. *Tilia cordata* Mill.

Die Knospenschuppen von *T. cordata* sind von Gertz, Arechoug und Mikosch²⁾ untersucht worden, die in ihnen Anthocyanin sowohl in Epidermiszellen als in den subepidermalen Zellen fanden.

Ich untersuchte die Knospenschuppen im Winter und fand, dass sie die braunrote Färbung nur an belichteten Teilen besaßen,

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 278.

2) Nach Gertz, O., „Studier“, p. 283.

während ihre verdeckten Partien grün gefärbt und anthocyaninfrei waren oder nur geringe Mengen von rotem Pigment enthielten. Was die Lokalisation des Pigments betrifft, so fand ich roten Zellsaft in den Epidermiszellen und den Zellen direkt unter diesen. In den subepidermalen Zellen war oft eine grosse anthocyaninführende Vakuole zu sehen, unter welcher sich die Hauptmasse des plasmatischen Inhalts und die Chloroplasten angesammelt hatten. (20. 2. 1925, 22. 3. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die ältesten Knospenschuppen sind zum Teil vertrocknet und gebräunt, die inneren dagegen, ebenso die bis 2 cm langen Nebenblätter, weisen eine intensive Rotfärbung auf. In den Nebenblättern fand ich dieselbe Anthocyaninlokalisierung, wie in den ihnen homologen Knospenschuppen: roter Zellsaft befand sich in den Epidermiszellen und den subepidermalen Zellschichten. (7. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Nebenblätter und die Knospenschuppen sind grösstenteils abgefallen; sie sind karminrot gefärbt, turgeszent und führen Anthocyanin in bereits beschriebener Lokalisation. (12. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospenschuppen von *T. cordata* verhalten sich also wie A [111].

Die jungen Blätter können anthocyaninfreie Spreiten besitzen, oder aber sie enthalten nur wenig rotes Zellsaftpigment. Dagegen sind die jungen Blätter von basalen Schösslingen oft intensiv braunrot gefärbt. Die Epidermiszellen der Blattober- und Unterseite führen farblosen Zellsaft; die Mesophyllzellen enthalten in den peripheren Schichten reichlich Anthocyanin. Die Chloroplasten sind blassgrün bis gelbgrün gefärbt. In der Spreite ist die Nervatur in der Regel frei von rotem Pigment. Der violettrote Blattstiel führt Anthocyanin in den subepidermalen Kollenchym- und Parenchymzellen. — Blätter, die ihre definitive Grösse erreicht haben, sind rein grün gefärbt und führen in der Spreite überhaupt kein Anthocyanin. Im Blattstiel ist roter Zellsaft in den subepidermalen Zellen vorhanden, in einigen Fällen jedoch auch in Epidermiszellen. (16. 6. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Bis in den Spätherbst hinein führen die jungen Blätter mehr oder minder beträchtliche Anthocyaninmengen.

Die Herbstblätter von *T. cordata*, die aus ausgewachsenen grünen Blättern hervorgehen, besitzen stets eine rein gelbe Spreite und oft einen rotfarbigen Blattstiel. Die Färbung der Spreite ist durch ca 2,5 μ messende schön gelbe Xanthoplasten bedingt. Der Blattstiel ist auf der Oberseite in dem Teile, der von der

Achselknospe beschattet ist, gelblich gefärbt, sonst sind gerade seine basalen Teile reich an Anthocyanin. Sie führen roten Zellsaft in den peripheren Kollenchym- und Parenchymzellen. (25. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]; A [(1)(1)0]

Guttiferae.

191. *Hypericum perforatum* L.

Die überwinterten Blätter fand ich intensiv braunrot gefärbt, ebenso waren die Stengel stark rot. Jedoch tritt diese Färbung nur an belichteten Pflanzenteilen scharf hervor, beschattete Teile sind grün gefärbt. In den Epidermiszellen ist der Zellsaft farblos; die Palissadenzellen führen reichlich Anthocyanin: in jeder Zelle beobachtet man eine grosse Vakuole mit rotem Inhalt, die die der Epidermis zugewandte Hälfte der Zelle einnimmt, während die Hauptmengen des plasmatischen Inhalts und der Chloroplasten sich unter derselben befinden. Auch Zellen des Schwammparenchyms, die an die Epidermis angrenzen, enthalten, besonders am Blattrande, rötlichen Zellsaft. Die Blattstiele und Stengel führen farblosen Zellsaft in den Epidermiszellen, und rotgefärbten in den subepidermalen Kollenchym- und Parenchymzellen. (12. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Blühende, ca 30 cm hohe Pflanzen hatten grüne Stengelblätter, die nur in subepidermalen Zellen am Blattrande Anthocyanin führten. Aus den überwinterten basalen Blättern waren karminrote „Herbstblätter“ entstanden, die in peripheren Mesophyllschichten roten Zellsaft enthielten. Der Stengel war oft in seiner ganzen Länge rötlichbraun gefärbt; auch er führte roten Zellsaft in den peripheren subepidermalen Schichten. (18. 6. 1925, Vägeva.)

Schon bei der blühenden Pflanze können die Blätter in der unteren Stengelhälfte stark rot gefärbt sein; bei Berührung fallen derartige Blätter gewöhnlich ab. Die untersten Stengelteile sind deshalb schon im Juni blattlos. Blätter, die sich am Stengel oberhalb der geröteten befinden, sind bräunlich gefärbt und enthalten roten Zellsaft und rein grüne Chloroplasten. Die Blattspreite der roten Blätter führt reichlich Anthocyanin in den Palissadenzellen. Die Xanthoplasten (ca 2—3 μ) befinden sich hier nicht selten besonders reichlich in der Nähe der inneren Tangentialwände. Die Zellen des Schwammparenchyms sind

anthocyaninfrei, oder sie führen rosafarbigen Zellsaft. (2. 7. 1925, 13. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa; 13. 9. 1925, Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

Cistaceae.

192. *Helianthemum chamaecistus* Mill.

Überwinterte Exemplare führen in den jungen Blättern, sowie in solchen, die ihr Wachstum abgeschlossen haben, mehr oder minder reichlich Anthocyanin. Während die Spreite nur in den Epidermiszellen roten Zellsaft enthält, führten die Blattstiele und die roten Stengelteile Anthocyanin auch in subepidermalen Zellschichten. (Mai 1923, Vägeva.) — Im Sommer sind sowohl junge diesjährige als überwinterte Blätter in der Spreite anthocyaninfrei, nur der Blattstiel führt roten Zellsaft in den Epidermiszellen und den peripheren subepidermalen Zellen. Der Stengel ist auf der belichteten Seite intensiv rot gefärbt, er führt roten Zellsaft in den Epidermiszellen und in den äusseren 1—4 Schichten der primären Rinde.

Viele ältere Blätter haben sich schön rot gefärbt. Die Anthocyaninbildung beginnt im grünen Blatt, und zwar in dessen apikalem Teil, verbreitet sich dann allmählich über die ganze Spreite. Roten Zellsaft enthalten die Epidermiszellen. Die Mesophyllzellen führen Xanthoplasten, die nicht selten in Ballen angehäuft sind. (18. 6. 1925, Vägeva.) — Dass in den roten Blättern Anthocyanin auch in Mesophyllzellen auftreten kann (in Palissadenzellen und den Zellen des Schwammparenchyms), stellte ich bei Exemplaren, die ich auf der Insel Kassaar (Hiiumaa) untersuchte, fest. Allerdings war die Farbstoffkonzentration in den Epidermiszellen stets viel höher als in den Mesophyllzellen¹⁾. (3. 7. 1925.)

Thymelaeaceae.

(192 a.) *Daphne mezereum* L.

Die jungen Blätter dieser Pflanze sind anthocyaninführend, jedoch habe ich die Lokalisation des roten Pigments nicht untersucht. Gertz²⁾ beobachtete noch im Juli Blätter mit violett gefärbter Unterseite und dunkelroten Blattstielen. Er fand Antho-

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 288—289.

2) Gertz, O., „Studier“, p. 296.

cyanin in der Spreite und im Blattstiel ausschliesslich in den Epidermiszellen. — Im Hochsommer sind die Blätter grün gefärbt und in der Spreite anthocyaninfrei. Die Herbstblätter dieser Pflanze sollen nach Wiesner¹⁾ stets gelb gefärbt sein. — Die Pflanze verhält sich wie A[1(1)(1)] (oder wie A[1(1)0]?).

Lythraceae.

(192 b.) *Peplis portula* L.

Nach Gertz²⁾ soll diese Pflanze, wenn sie auf zuweilen austrocknendem Boden auftritt, intensiv rot gefärbt sein. Die Rotfärbung rührt von Anthocyanin im Zellsafte subepidermaler Zellen her. Dass die Pflanze nicht nur als iA[111] auftritt, beweisen die grünen Formen wasserreicher Standorte.

193. *Lythrum salicaria* L.

Die jungen Schösslinge weisen eine intensive Rotfärbung auf. Der Stengel ist im apikalen Teile braunrot, im basalen aber, der nur spärlich Chloroplasten führt, schön rosarot gefärbt. Die jungen, dem Stengel angedrückten Blätter sind auf ihrer unteren Fläche bräunlich bis braunrot, während die geschützten Blattoberseiten grünlich erscheinen. Die Blattspreite führt roten Zellsaft besonders reichlich in den zwei untersten Schichten des Schwammparenchyms. In der Umgebung der Leitstränge führen auch tieferliegende Mesophyllzellen Anthocyanin. Die Epidermiszellen fand ich stets farblos. Im Stengel enthielten die Epidermiszellen ebenfalls farblosen Zellsaft, dagegen führte die gesamte primäre Rinde anthocyaninhaltige Zellen, wobei allerdings oft auch Zellen mit farblosem Inhalt auftraten. (16. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Bei blühenden Exemplaren fand ich den Stengel gewöhnlich grün gefärbt, nur die apikalen Teile waren rötlich. Die Blätter erwiesen sich als anthocyaninfrei, oder aber es führten roten Zellsaft die apikalen Blatteile und der Blattrand. Ausserdem waren bei vielen Exemplaren die ältesten Blätter intensiv rot gefärbt. Zum Teil hatten diese bereits die Trennungsschicht gebildet, so dass sie sich beim Berühren loslösten. — Bei Untersuchung der grünen, am Rande geröteten Blätter fand ich in ihnen

1) Wiesner, J., 1871, p. 480.

2) Gertz, O., „Studier“, p. 297.

roten Zellsaft ausschliesslich in Mesophyllzellen. Die roten Blätter enthielten reichlich Anthocyanin in den Palissadenzellen und in den untersten Zellschichten des Schwammparenchyms. Die zentralen Schichten des Mesophylls führten farblosen Zellsaft, ebenso die Epidermiszellen. Die Mesophyllzellen enthielten ausserdem gelbe Xanthoplasten. (13. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Die herbstliche Anthocyaninbildung beginnt in grünem Blatte, wobei der rote Zellsaft zuerst in den ältesten Blättern entsteht. Allmählich werden höher gelegene Blätter rötlich, bis zuletzt die ganze Pflanze leuchtend karminrot erscheint. Gleichzeitig mit der Bildung von rotem Zellsaft hat auch Chlorophyllabbau stattgefunden, und so bedingen jetzt nur noch die gelben Xanthoplasten und der violettrote Zellsaft die Färbung der Pflanze. Im einzelnen Blatt beginnt die Rotfärbung am Blattrande und an der Blattspitze; am längsten grün gefärbt sind die zentralen Teile der Blattspreite zu beiden Seiten vom Mittelnerv. Die Rotfärbung ist auf der Blattunterseite stets viel schwächer, als auf der Oberseite. Das rote Blatt führt reichlich Anthocyanin in den Palissadenzellen; die tieferliegenden Zellen des Schwammparenchyms enthalten gewöhnlich farblosen Zellsaft, nur in den untersten Schichten ist dieser oft rot oder rosafarbig. Die Zellen führen reichlich Xanthoplasten und gelbe Öltropfen. — Der Stengel ist ebenfalls karmin- bis braunrot gefärbt. Auch hier sind die Epidermiszellen stets anthocyaninfrei. Die subepidermalen Parenchymzellen enthalten violettroten Zellsaft. (24. 9. 1923, 21. 9. 1925, unw. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

Combretaceae.

(193a.) *Terminalia catappa* L.

Die absterbenden Blätter führen nach Miyoshi¹⁾ reichlich Anthocyanin. Es ist mir leider nicht bekannt, ob auch die jungen Blätter dieser Pflanze Anthocyanin enthalten.

Myrtaceae.

(193b.) *Eugenia ugni* Hook und Arn.

Nach Gertz²⁾ enthalten junge Blätter dieser Art reichlich

1) Miyoshi, M., Über d. Herbst- u. Trockenröte d. Laubbl., Ref. Whel-
dale O n s l o w, M., 1925, p. 259.

2) Gertz, O., „Studier“, p. 299.

Anthocyanin in den peripheren subepidermalen Zellschichten. Auch die absterbenden Blätter bilden Anthocyanin im Mesophyll.

(193c.) *Callistemon lanceolatum* Sweet.

(193d.) *Callistemon cunninghami* Hort. Berol.

Die jungen Blätter sind nach Gertz¹⁾ rosenrot gefärbt und führen roten Zellsaft in den Palissadenzellen auf beiden Seiten der isolateral gebauten Blätter. Die absterbenden Blätter sind rot gefärbt und führen Anthocyanin in derselben Lokalisation.

Oenotheraceae.

194. *Epilobium hirsutum* L.

Junge Blätter dieser Pflanze waren im Anfang Mai sehr intensiv braunrot gefärbt. In der Blattspreite führten sie roten Zellsaft in den Epidermiszellen. (Mai 1923, Hort. Bot. Tartu.) — Die im Juni unweit Tartu untersuchten Exemplare waren in der oberen Stengelhälfte rein grün gefärbt. Hier fand ich die Blattspreiten gewöhnlich vollständig anthocyaninfrei. Da, wo die jungen Blätter dennoch Anthocyanin führten, befand sich der rote Zellsaft in den Epidermiszellen und den peripheren subepidermalen Zellen. Besonders reichlich führten Anthocyanin die Palissadenzellen. Am Blattrande war oft das gesamte Mesophyll rot gefärbt. Die untere Stengelhälfte trug Blätter, die, obwohl sie noch sehr chlorophyllreich waren, beträchtliche Anthocyaninmengen gebildet hatten. Derartige Blätter sind bräunlich bis braunrot gefärbt. Die ältesten Blätter enthalten nur wenig Chlorophyll, und da sie anthocyaninreich sind, so erscheinen sie karminrot. Roten Zellsaft führen hier Epidermiszellen und die Zellen des Palissaden- und zum Teil auch des Schwammparenchyms.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

195. *Chamaenerium angustifolium* (L.) Scop.

Die jungen Triebe sind im Frühjahr schön rot gefärbt. Da die Blätter an den Stengel angedrückt sind und fast vertikal stehen, so ist ihre morphologische Unterseite gut belichtet. In dieser haben sich beträchtliche Anthocyaninmengen gebildet; in den apikalen Blatteilen ist auch die Blattoberseite rötlich. An belichteten Stellen fand ich den Stengel ebenfalls rot gefärbt. Da die Blätter

1) Gertz, O., „Studier“, p. 299.

sehr dicht stehen, so sind die jüngeren von den älteren bedeckt; erstere sind in der Regel anthocyaninfrei. In der Blattspreite führen nur Epidermiszellen violettroten Zellsaft. Der sehr kurze Blattstiel enthält Anthocyanin in den Epidermiszellen und den peripheren subepidermalen Zellen. Ebenso lokalisiert fand ich den violettroten Zellsaft im Stengel. (23. 4. 1923, 2. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Ende Juni untersuchte Exemplare haben grüne Blattspreiten; nur ein kleiner, einige mm messender Teil der Blattspitze führt roten Zellsaft. Der Stengel ist einige cm über dem Erdboden fast farblos; diesem Teile folgt eine ca 5 bis 10 cm hohe intensiv violettrote Zone. Höher ist der Stengel nur auf der dem Süden zugewandten Seite rötlich gefärbt, während die entgegengesetzte Seite grünliche Färbung aufweist. Anthocyanin enthalten die Epidermiszellen und die Zellen der primären Rinde. In letzterer sind jedoch auch zahlreiche Zellen mit farblosem Zellsaft vorhanden. (24. 6. 1925, Vägeva.) Im Herbst tritt bei *C. angustifolium* oft eine intensive Rotfärbung auf. Zuerst färben sich die untersten Blätter, allmählich werden jedoch auch höherstehende Blätter gerötet, und in günstigem Falle kann die ganze Pflanze karminrot werden. Über die Pigmentlokalisation im absterbenden Blatte besitze ich keine Angaben. Rote Herbstblätter, die Gertz¹⁾ untersuchte, enthielten Anthocyanin in den Zellen des Palissadenparenchyms; die Epidermiszellen waren farblos.

Sehr intensive Herbstfärbung beobachtete ich bei Exemplaren von *C. angustifolium* (mit reifen Früchten) auf den Nordabhängen bei Tolgujuk unweit Tschemal. (28. 8. 1921, Nord-Altai.)
Beob. P.-Komb.: A[1(1)1]

(195a.) *Oenothera Lamarckiana* Ser.

Nach Gertz²⁾ führen die jungen Blätter im Frühling in den Epidermiszellen reichlich Anthocyanin. Ich beobachtete dieselbe Pigmentlokalisation bei Exemplaren im Botanischen Garten in Tartu. Die Herbstblätter enthalten nach Gertz Anthocyanin in den Epidermiszellen.

Eine ebensolche Anthocyaninlokalisation fand der genannte Autor in den jungen und absterbenden Blättern von *Oenothera speciosa* Nutt.

1) Gertz, O., „Studier“, p. 304.

2) Gertz, O., „Studier“, p. 306.

196. *Circaea alpina* L.

Im Nord-Altai wiesen junge Exemplare dieser Pflanze oft starke braunrote Färbung auf. Im Sommer nahmen die Blätter der Pflanzen beschatteter Lokalitäten grüne Färbung an, jedoch da, wo die Pflanzen an mehr belichtete, trockenere Standorte vordrungen waren, fand ich sie intensiv braunrot gefärbt. (11. 7. 1921, Tschemal.) — Die Herbstblätter der letztgenannten Exemplare waren prachtvoll karminrot. (1. 9. 1921, Tschemal.) — Wie die Herbstblätter der grünen Exemplare gefärbt sind, versäumte ich zu notieren.

Beob. P.-Komb.: iA [111]

Araliaceae.

(196a.) *Hedera helix* L.

Auf Öland fand Gertz¹⁾ die jungen Blätter wildwachsender Exemplare anthocyaninführend. Roten Zellsaft enthielten die Palissadenzellen und Zellen des Schwammparenchyms; die Epidermiszellen waren anthocyaninfrei. Erwachsene Blätter sind im Sommer grün gefärbt, werden aber im Herbst gewöhnlich bräunlich infolge der Anthocyaninbildung in den subepidermalen Zellen.²⁾ Im Frühling werden die Blätter wieder grün.³⁾ Die absterbenden Blätter bilden ebenfalls oft Anthocyanin, wobei nach Wiegand das rote Pigment in den Mesophyllzellen und in den Epidermiszellen der Blattunterseite gebildet wird.⁴⁾

Nach diesen Angaben zu urteilen, dürfte *Hedera helix* auf trockenen, gut belichteten Standorten als A [1(1)1..1] auftreten.

Umbelliferae.

197. *Pimpinella saxifraga* L.

Die jungen Blätter sind im Anfang Juni verhältnismässig anthocyaninreich. Die rötliche Färbung ist besonders ausgeprägt auf der Blattunterseite am Blattrande, in den Blattscheiden und dem Stengel. Die Blattspreiten führen roten Zellsaft hauptsächlich in den Mesophyllzellen, die an die untere Epidermis angrenzen. Bei den Blattscheiden ist die Epidermis, ebenso das Kollenchym, farb-

1) Gertz, O., „Studier“, p. 309.

2) Mohl, H. v., Unt. über d. wint. Färb. d. Blätter, 1845, p. 391.

3) Overton, E., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 33, 1890, p. 171.

4) Gertz, O., „Studier“, p. 309.

los, das subepidermale Assimilationsgewebe der morphologischen Unterseite der Scheide führt reichlich violettroten Zellsaft. Auch im Blattstiel sind die Epidermis- und Kollenchymzellen anthocyaninfrei, die peripheren Zellschichten des tieferliegenden parenchymatischen Gewebes führen Anthocyanin gelöst im Zellsaft. Die ausgewachsenen Blätter besitzen grüne Spreiten, nur führt der Blattrand auch bei diesen Blättern violettroten Zellsaft in Mesophyllzellen. Der Stengel enthält Anthocyanin ausschliesslich in den peripheren Parenchymschichten der primären Rinde. (2. 6. 1925, Petseri.)

Exemplare, die ich zwei Wochen später bei Vägeva untersuchte, führten im Stengel, Blattstiel und in der Blattscheide Anthocyanin in bereits beschriebener Lokalisation. Dagegen fand ich die Blattspreiten der erwachsenen Blätter, ebenso die Rhachis, anthocyaninfrei; nur die Spitzen der Blattrandzähne erwiesen sich in subepidermalen Zellen als anthocyaninführend. Die ältesten Blätter der Rosette hatten eine braunrote bis rote Färbung angenommen, besonders intensiv gefärbt waren die Blattspindel und der Blattstiel. Es ist deutlich zu sehen, dass die Bildung des roten Zellsaftes im grünen Blatte beginnt und dass gleichzeitig mit der Anthocyaninbildung Chlorophyllabbau stattfindet. Die rote Blattspreite führt Anthocyanin in den Palissadenzellen und den untersten Schichten des Schwammparenchyms. Die Epidermiszellen enthalten stets farblosen Zellsaft. Die roten Blätter treten ganz regelmässig auf. (18. 6. 1925, Vägeva; 13. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.)

Massenhaft traten braun- bis violettrote absterbende Blätter bei Pflanzen, die reife Früchte trugen, auf. Es war deutlich zu sehen, dass die Anthocyaninbildung auch in diesem Falle im grünen Blatte beginnt. Die Lokalisation des violettroten Zellsaftes ist stets subepidermal. Aus den Chloroplasten des Mesophylls sind ca 2 μ messende gelbe Xanthoplasten entstanden. In dem ebenfalls intensiv rot gefärbten Blattschaft und Blattstiel sind die Epidermis- und Kollenchymzellen farblos, die peripheren Parenchymzellen führen violettroten Zellsaft. (31. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

198. *Angelica silvestris* L.

Ob die jungen Blätter dieser Pflanze ein Zellsaftpigment enthalten, ist mir unbekannt. — Die Exemplare, die ich im August

untersuchte, enthielten nur wenig Anthocyanin. Der Stengel war in den oberen und den basalen Internodien violettrot gefärbt, sonst war er rein grün. Die Einzelblättchen der gefiederten Blätter waren anthocyaninfrei, nur die Rhachis war an den Anheftungsstellen der Teilblättchen oft intensiv violettrot gefärbt. In den geröteten Stengelteilen fand ich die Epidermiszellen und das Kollenchym farblos, die peripheren Schichten des Assimilationsgewebes führten intensiv violettroten Zellsaft. Die Blattspreite enthielt violettroten Zellsaft in Mesophyllzellen der Blattspitzen der Einzelblättchen. In den violettrot gefärbten Teilen der Blattspindel enthielten Epidermis- und Kollenchymzellen farblosen Zellsaft, Anthocyanin führten die peripheren Zellen des tieferliegenden parenchymatischen Gewebes. In den Blattscheiden enthielten dagegen die Epidermiszellen der morphologischen Unterseite der Scheiden besonders reichlich Anthocyanin. Oft enthielten Zellen in der Nähe der Stomata farblosen Zellsaft.

Mitte August waren nur einzelne grüne Exemplare zu finden, grösstenteils hatten die Pflanzen die gelbe, durch Xanthoplasten bedingte Herbstfärbung angenommen. Nur die Teile, die auch in den grünen Exemplaren Anthocyanin enthielten, führten auch jetzt das rote Zellsaftpigment. Es ist sicher, dass bei dieser Pflanze Anthocyaninbildung im Herbst nicht stattfindet. (17. 8. 1925, unw. Tartu.) — Da die jungen Blätter nicht untersucht worden sind, so ist es unbekannt, ob sich *Angelica silvestris* wie A [1(1)(1)] oder wie A [(1)(1)(1)] verhält.

199. *Peucedanum officinale* L.

Auf südlichen Abhängen bei Tschemal waren die jungen Blätter intensiv blutrot gefärbt. (20. 4. 1921, Tschemal, Altai.) — Im Sommer sind die Blätter von *P. officinale* grün, nehmen aber im Herbst eine intensive Rotfärbung an. (28. 8. 1921, Tschemal.)

200. *Heracleum sibiricum* L.

Diese Pflanze ist nur im Herbst untersucht worden. Sie führt im August nur wenig Anthocyanin. Der Stengel ist in den apikalen und basalen Teilen rötlich, ebenso sind die Blattspindeln an den Anheftungsstellen der Einzelblättchen violettrot gefärbt. Die Blattscheide führt reichlich Anthocyanin, während die Blattstiele eine grünliche Färbung aufweisen. Der rote Zellsaft tritt auch bei dieser Art vorwiegend in subepidermalen Zellen auf,

nur in den basalen Teilen des Stengels führen auch vereinzelte Epidermiszellen Anthocyanin. Im Herbst verwandeln sich die Chloroplasten in Xanthoplasten, die die gelbe Herbstfärbung bedingen. Was das Anthocyanin betrifft, so beobachtete ich in der absterbenden Pflanze nie eine Vergrößerung seines Gehaltes. (17. 8. 1925, unw. Tartu.)

Cornaceae.

201. *Cornus sanguinea* L.

Im Frühjahr führt das Laub dieser Pflanze reichlich Anthocyanin, weshalb es oft braunrot erscheint. Die jungen Blätter enthalten in den Epidermiszellen der Spreite rosafarbenen Zellsaft. Bei älteren Blättern dagegen ist die Epidermis oft farblos, roten Zellsaft führen die Zellen des Palissadengewebes und zum Teil auch die des Schwammparenchyms. In den Palissadenzellen beobachtete ich oft zwei polständige, mit violettrotem Zellsaft gefüllte Vakuolen, zwischen denen sich die Hauptmengen des plasmatischen Zellinhaltes und die Chloroplasten befinden. Die Blattnerven waren gewöhnlich grün gefärbt. Auch der Blattstiel war nur in den basalen Teilen anthocyaninführend. Hier enthalten roten Zellsaft die Epidermiszellen und die peripheren subepidermalen Zellen. (11. 6. 1924, Kaugatoma, Saaremaa.)

Im Sommer sind die Blattspreiten grün und in der Regel anthocyaninfrei, nur die Blattstiele können auch zu dieser Jahreszeit violettroten Zellsaft in bereits beschriebener Lokalisation enthalten. Die herbstliche Anthocyaninbildung beginnt in der Blattspitze und dem Blattrande und schreitet basipetal fort, allmählich die ganze Spreite bräunlich, zuletzt intensiv rot färbend. Da gleichzeitig mit der Anthocyaninbildung Chlorophyllabbau stattfindet, so entstehen zuletzt die prachtvollen violettroten Herbstblätter. In der Spreite fand ich auch bei Blättern, die eine so reichliche Anthocyaninproduktion aufwiesen, dass das gesamte Mesophyll gleichmässig rot gefärbt war, in den Epidermiszellen farblosen Zellsaft. Die Zellen des Palissadengewebes führen reichlich Anthocyanin; oft beobachtet man in den Zellen zwei grosse, das Zellumen fast erfüllende anthocyaninführende Vakuolen, oder aber es tritt nur eine solche Vakuole auf. Die Zellen des Schwammparenchyms führen rosafarbenen Zellsaft, zuweilen sind sie auch gänzlich anthocyaninfrei. — Der Blattstiel führt Antho-

cyanin in den Epidermiszellen, zum Teil auch in subepidermalen Parenchymzellen. (8. 9. 1925, Tartu.) — Gertz und Detmer¹⁾ beobachteten eine ebensolche Pigmentlokalisation in der Spreite der Herbstblätter.

Beob. P.-Komb.: A[1(1)1]

202. *Cornus sibirica* Lodd.

Bei vielen Exemplaren dieser *Cornus*-Art sah ich intensiv rot gefärbtes Herbstlaub. (25. 9. 1921, Tschernal, Nord-Altai.) — Gertz und Berthold beobachteten bei *C. sibirica* durch verschiedene Eingriffe ausgelöste Rotfärbung der Blätter²⁾, die durch Auftreten von rotem Zellsaft in den Mesophyllzellen verursacht wurde.

Ericaceae.

203. *Ledum palustre* L.

Im Winter haben die *Ledum*-Sträucher ein eigenartiges Aussehen, denn die immergrünen linealischen Blätter sind abwärts gerichtet, wobei ihre Spreite dem Stamme ungefähr parallel steht. Auf der belichteten Seite sind die Blattspreiten bräunlichrot überlaufen, oder sie erscheinen olivgrün. Auf einem Hochmoor bei Tooma, wo ich den Pigmentwechsel bei dieser Pflanze studierte, war diese winterliche Braunfärbung sehr gut ausgeprägt. Die mikroskopische Untersuchung der Blattspreite ergab, dass die Epidermiszellen stets anthocyaninfrei sind und dass der rote Zellsaft besonders reichlich in den Zellen des Palissadengewebes auftritt. In diesen Zellen befindet sich in der Nähe der äusseren Tangentialwand je eine runde polständige, die ganze Zellbreite einnehmende Vakuole (Fig. 2), die den Farbstoff führt. Die Chloroplasten befinden sich sämtlich unter derartigen Vakuolen, und nur rote Strahlen dürften bis zu diesen gelangen. Auch die tieferliegende Schicht des Palissadenparenchyms besitzt ebensolche Vakuolen, nur ist ihr Anthocyaningehalt geringer. Die Zellen des Schwammparenchyms führen gewöhnlich nur wenig Anthocyanin, oder aber ihr Zellsaft ist farblos. Die Chloroplasten der Spreite sind grösstenteils gelblichgrün gefärbt. — Der kurze Blattstiel besitzt farblose Epidermiszellen, roten Zellsaft führen subepidermale Kollenchymzellen und zum Teil auch die ihnen folgenden

1) Gertz, O., „Studier“, p. 320.

2) Gertz, O., „Studier“, p. 319—320.

Parenchymzellen. Ausserdem ist der Leitbündelstrang von anthocyaninführenden Parenchymzellen umgeben. — Die jungen Zweige führen roten Zellsaft in den Zellen der primären Rinde. Da, wo die Zweige Periderm entwickelt haben, sind sämtliche Zellen anthocyaninfrei. (8. 4. 1925, Tooma.)

Im Mai werden die überwinterten Blätter wieder grün; bei Untersuchung ihrer Spreiten erwiesen sich diese als vollständig anthocyaninfrei. Auch die Blattstiele verhielten sich grösstenteils ebenso. Wo diese rötlich gefärbt auftraten, führten sie roten Zellsaft in den peripheren Parenchymschichten. (24. 5. 1925, Tooma.) — Die

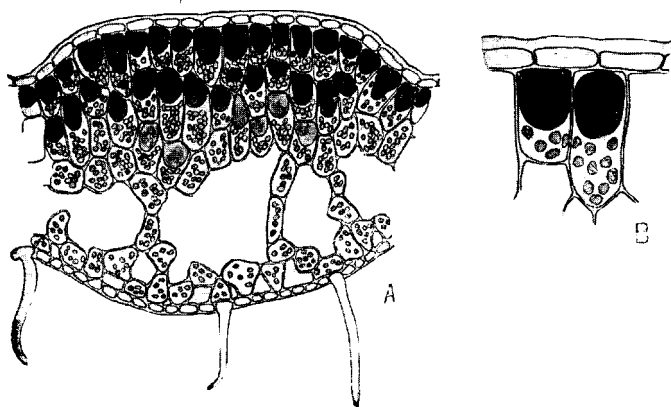


Fig. 2. *Ledum palustre*. Blattquerschnitt. Die Vakuolen der Palissadenzellen führen violetten Zellsaft. Vergr.: A ca 240 mal, B 650 mal.

jungen, auch auf der Blattoberseite behaarten Blätter, die sich im Sommer entwickeln, fand ich anthocyaninfrei. (19. 6. 1925, Tooma.)

Ende August wurde reichlich Bildung von Herbstblättern beobachtet. Die Pflanzen haben ein eigenartiges Aussehen; die jungen diesjährigen Blätter besitzen eine hellgrüne Färbung. Ihre Blattstiele stehen fast vertikal, und so bildet die morphologische Oberseite der Blätter mit dem Stamm einen Winkel von 0° bis 45° . Also ist die rostrote filzige Blattunterseite nach aussen gewendet, und da auch die jungen Stengelteile, die diese Blätter tragen, mit ebensolchem Filz bedeckt sind, so erscheinen die jungen Triebe eigenartig bräunlichorange bis rostfarbig. Die ihnen folgenden überwinterten Blätter (einjährige) sind dunkelgrün gefärbt; sie stehen oft beinahe rechtwinklig zum Stamm und sind ebenso, wie die schon beschriebenen jungen Blätter, anthocyaninfrei. Die älteren, gewöhnlich zweijährigen Blätter sind abwärts

gerichtet. Ihre Oberseite bildet mit dem Stamm einen Winkel von ca 135° — 180° , sie haben also ungefähr dieselbe Stellung eingenommen, wie die Winterblätter, oder richtiger, sie nähern sich mehr oder weniger dieser Stellung. In diesen Blättern hat sich Anthocyanin gebildet. Es ist deutlich zu sehen, dass die Anthocyaninbildung im grünen Blatte beginnt und dass, während die Rotfärbung an Intensität zunimmt, die Chloroplasten immer mehr verblassen, bis aus ihnen ca $2,5$ — 3μ messende Xanthoplasten entstanden sind. Im Blattstiel fand ich dieselbe Farbstofflokalisierung, wie im Stiele der winterroten (braunen) Blätter. Es ist interessant, dass die Pigmentbildung [hier ziemlich gleichmässig auf der belichteten Blattfläche beginnt und dass der Blattrand hier durchaus nicht, wie sonst in so vielen Fällen, den Ausgangspunkt für die Rotfärbung darstellt. Es tritt nicht selten der umgekehrte Fall ein, wo der Blattrand auch bei abfallenden roten Blättern gelb gefärbt ist. Dies dürfte ohne Zweifel damit zusammenhängen, dass die Blätter am Rande umgerollt sind und der Blattrand deshalb gewöhnlich den Aussenwirkungen weniger zugänglich ist, als die zentralen Teile der Lamina. Da, wo aus irgendeinem Grunde gerade die Blattunterseite besser belichtet ist, bildet sich Anthocyanin in diesen umgerollten lateralen Blattteilen, während die zentralen Teile der Blattoberseite in solchem Falle gelb sind. (26. 8. 1923, 25. 8. 1925, Tooma; 6. 10. 1925, unw. Tartu.) — Die diesjährigen Blätter, ebenso die ein- bis zweijährigen, hatten Mitte Oktober die braunrote Winterfärbung angenommen. Auch war die winterliche Lage der Blätter bereits hergestellt. Die jungen Blätter hatten einen Bogen von fast 180° , die älteren von ca 90° beschrieben und standen jetzt abwärts gerichtet, dem Stamme angeschmiegt. (12. 10. 1925, Tapa, Tooma.)

Beob. P.-Komb.: A[(1)1(1)..1]

204. *Rhododendron dahuricum* L.

Diese Pflanze beobachtete ich in schönen natürlichen Beständen auf Bergabhängen im Nord-Altai bei Tschemal in einer Höhe von ca 600 m über dem Meeresspiegel, und auf der Krestowaja Gora (ca 1000 m) unweit von Tschemal. Im Winter sind die Blätter abwärts gerichtet und stark eingerollt, und zwar so, dass die morphologische Oberseite die Aussenfläche bildet. Die Blätter sind dunkelrotbraun gefärbt. (26. 3. 1921, Tschemal.) — Die Blätter haben sich zum Teil etwas zurückgerollt und erschei-

nen deshalb breiter, grösstenteils sind sie aber unverändert. Sie sind ebenso dunkel gefärbt, wie im Winter. (2. 4. 1921, Tschernal.) — Die Blätter sind sichtbar grünlicher geworden. (20. 4. 1921, Tschernal.) — Auf der Krestowaja Gora sind die Blätter noch unverändert dunkelrotbraun gefärbt und dicht eingerollt. Bei mikroskopischer Untersuchung dieser Blätter fand ich in der Blattspreite die Epidermiszellen auf der Blattober- und Unterseite ungefärbt. Das gut entwickelte Palissadenparenchym auf der Oberseite der Blätter führt Anthocyanin gelöst im Zellsaft. Diese Zellen, ebenso die Zellen des Mesophylls, führen reichlich Chloroplasten. In den inneren Zellschichten des Palissadengewebes ist die Konzentration des Farbstoffes viel geringer als in den äussersten. Die Zellen des Schwammparenchyms enthalten farblosen Zellsaft. (20. 4. 1921, Krestowaja Gora.) — Als *Rhododendron dahuricum* zu blühen begann, waren die Blätter grösstenteils rein grün gefärbt und führten nur wenig von dem roten Zellsaftpigment, oder sie waren bereits anthocyaninfrei. (30. 4. 1921, Tschernal.) — Im Sommer sind die Blätter dunkelgrün gefärbt; der Zellsaft ist in allen Zellen der Spreite farblos.

Die Herbstblätter bilden sich im August. Diese Blätter sind in der Regel intensiv rot, jedoch da, wo die absterbenden Blätter oder Blatteile von anderen beschattet werden, sind sie gelb gefärbt. (11. 8. 1921, Tschernal.) — Am 15. 8 hatten sich die Herbstblätter sehr vermehrt, und am 18. 8 notierte ich: „Die *Rhododendron*-Sträucher sind von weitem rotbraun, wie im Winter, und bilden einen schönen Kontrast zu der umgebenden grünen Sommerfärbung anderer Pflanzen. Bei näherer Betrachtung stellte es sich jedoch heraus, dass diese Wirkung dadurch zustande kommt, dass ein Teil der Blätter rein grün gefärbt ist, ein anderer Teil aber karmin- bis braunrote Herbstfärbung angenommen hat“. (18. 8. 1921, Tschernal.) — Ich habe feststellen können, dass die beschriebenen roten Herbstblätter nur bei Exemplaren gut belichteter Standorte auftreten. Zum Beispiel trugen im Bertka-Tal (Tschernal) die meisten Exemplare gelbe Herbstblätter. Ebenso bildet sich die Winterfärbung zuerst bei den Exemplaren sonniger Standorte, während die mehr geschützten Exemplare zu derselben Zeit grüne Blätter tragen. (9. 10. 1921, Tschernal.) — Auch die Exemplare bei Bertka haben ihre Blätter eingerollt und die Winterfärbung angenommen. (25. 10. 1921.)

Diese Beobachtungen konnte ich noch an einem Exemplar von *R. dahuricum*, das im Botanischen Garten in Tartu kultiviert wird, ergänzen. Die grünen Blätter, die ich im Herbst 1925 untersuchte, fand ich in allen Teilen vollständig anthocyaninfrei, auch der Blattstiel führte nur Zellen mit farblosem Zellsaft. — Bei den diesjährigen Blättern bildet sich die Winterfärbung oft fast gleichzeitig mit der Herbstfärbung der absterbenden Blätter (1—2 jährig). In diesen letzteren beginnt die Anthocyaninbildung noch zu einer Zeit, wo sie reichlich Chlorophyll enthalten. Die Rotfärbung erscheint zuerst in den apikalen Teilen der Spreite. Oft färben sich die Chloroplasten gelb, noch ehe die Anthocyaninbildung die basalen Teile der Spreite erreicht hat. So entstehen dann Blätter, die zum Teil rot, zum Teil aber rein gelb sind. Besonders oft behalten ihre gelbe Farbe bei der Mittelnerv, der basale Teil der Blattspreite und der Blattstiel. Die Herbstblätter, die sich in den inneren beschatteten Teilen des Strauches bilden, sind alle rein gelb gefärbt. Querschnitte durch die roten Herbstblätter zeigen, dass diese übereinstimmend mit den Winterblättern den roten Zellsaft in den Palissadenzellen führen, und in geringen Mengen auch in Zellen des Schwammparenchyms. Die Epidermiszellen enthielten nie roten Zellsaft. In den Zellen des Mesophylls befanden sich kleine (ca 1,5—2,5 μ) gelbe Xanthoplasten. (2. 9. 1925, 25. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1..1] und A [(1)1(1)..(1)] (auf beschatteten Stellen).

(204 a.) *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv.

Diese Pflanze ist von Gertz¹⁾ untersucht worden. Auf dem Wiener Schneeberg fand er junge Blätter anthocyaninführend. Besonders reichlich Anthocyanin enthielten aber absterbende (ältrade) karminrot gefärbte Blätter. In allen Fällen trat Anthocyanin subepidermal auf. — Obwohl Angaben hierüber mir nicht bekannt sind, erscheint es höchst wahrscheinlich, dass diese Pflanze in ihren überwinterten Blättern ebenfalls Anthocyanin bildet. Die Pflanze dürfte sich also wie A [1(1)1..1] verhalten.

205. *Azalea indica* L.

Diese Pflanze untersuchte ich im Herbst, als sowohl grüne Blätter, wie bräunliche Winterblätter und karminrote Herbstblätter

1) Gertz, O., Bot. Notiser, Lund 1911, p. 210.

vorhanden waren. Im grünen Blatte war die Spreite, mit Ausnahme des Blattrandes in den oberen Blatteilen und der Blattspitze, anthocyaninfrei. Auch die Blattstiele führten farblosen Zellsaft. In den geröteten Teilen der Blattspreite fand ich roten Zellsaft in subepidermalen Zellen. In den Blättern, die die bräunliche Winterfärbung angenommen hatten, war diese in der apikalen Blatthälfte besonders deutlich, während die basalen Teile der Spreite, ebenso der Blattstiel, schwächer gefärbt oder auch rein grün waren. In der Spreite führte karminroten Zellsaft die äussere Palissadenschicht; die Zellen des Schwammparenchyms enthielten Anthocyanin nur am Blattrande. Die Epidermiszellen führten stets farblosen Zellsaft. Die Chloroplasten waren in diesen Blättern gewöhnlich gelblichgrün gefärbt. — Die roten Herbstblätter führten Anthocyanin in derselben Lokalisation wie die Winterblätter. Da die Xanthoplasten beträchtliche Stärkemengen gebildet hatten, so waren ihre Umrisse undeutlich. (7. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Rote absterbende Blätter habe ich auch im Sommer beobachtet. Das rote Zellsaftpigment befand sich ausschliesslich in den Mesophyllzellen¹⁾. (23. 6. 1923, Hort. Bot. Tartu.) — Im Juni fand ich auch die jungen Blätter anthocyaninführend. Sie enthielten roten Zellsaft in den Palissadenzellen und in den Zellen des Schwammparenchyms am Blattrande. (23. 6. 1923, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A[1(1)1 . . 1]

206. *Azalea indica* L. f. *alba*.

Im Botanischen Garten in Tartu beobachtete ich einige Exemplare von *A. indica*, die weisse Blüten trugen und bei denen die vegetativen Organe vollkommen anthocyaninfrei waren. Anfang September, als bei den rotblühenden Exemplaren sich anthocyaninführende Herbst- und Winterblätter gebildet hatten, trug die „f. *alba*“ nur grüne und rein gelbe Blätter. In den Mesophyllzellen der gelben Blätter waren ca 2,5 μ messende Xanthoplasten und auch gelbe Öltropfen zu sehen. Auch der Blattstiel erwies sich sowohl bei den gelben als bei den grünen Blättern stets als anthocyaninfrei.

Beob. P.-Komb.: \bar{A} [000]

1) In den abfallenden Blättern fanden Buscalioni u. Pollacci und Gertz ebenso lokalisiertes Anthocyanin. (Gertz, O., „Studier“, p. 322.)

207. *Andromeda polifolia* L.

Die bläulich bereiften Blätter sind im Winter auf der Oberseite dunkelbraunrot, fast schwarz, gefärbt. Auf der Unterseite ist die Nervatur rötlich. Besonders anthocyaninreich sind die Blattstiele und die jüngeren Zweige. — In der Blattspreite befindet sich roter Zellsaft in den 1—2 Zellschichten des Palissadengewebes, wobei die äusserste Zellschicht stets besonders anthocyaninreich ist. Die tieferliegenden Mesophyllzellen führen farblosen Zellsaft, ebenso die Epidermiszellen. Die Chloroplasten sind gewöhnlich gelblichgrün gefärbt. Es sei hervorgehoben, dass auch bei *A. polifolia* sich in den Palissadenzellen eine grosse mit rotem Zellsaft gefüllte Vakuole vorfindet, wobei diese ovale bis runde Vakuole die äussere Hälfte der Zelle einnimmt. Zuweilen sind in einer Zelle auch zwei Vakuolen zu beobachten, jedoch ist der erstbeschriebene Fall als der typische zu bezeichnen. Der Blattstiel führt reichlich Anthocyanin in subepidermalen Parenchymzellen. (8. 4. 1925, Tooma.)

Die jungen, diesjährigen Blätter sind rötlich gefärbt, besonders in ihrem apikalen Teil. Die Epidermiszellen enthalten zuweilen roten Zellsaft, jedoch ist die Farbstoffkonzentration hier stets unbedeutend. Die Palissadenzellen dagegen führen reichlich Anthocyanin. Die unterirdischen Ausläufer sind oft sehr intensiv rosarot gefärbt. Die Epidermiszellen sind bei diesen in der Regel farblos, die Zellen der primären Rinde führen rosaroten Zellsaft, jedoch treten überall zwischen den gefärbten Zellen auch farblose auf. Ebensolche Lokalisation des roten Pigments zeigt das Markgewebe. (14. 5. 1925, Elva.)

Im Frühjahr werden die überwinterten Blätter wieder grün. Ihre mit bläulichem Wachsüberzug bedeckte Spreite erwies sich Anfang Juni in der Regel als vollständig anthocyaninfrei. Die Blattstiele enthielten nur wenig Anthocyanin in subepidermalen Zellen. (1. 6. 1925, Mustoja, Petserima.) — Die in der zweiten Hälfte des Juni untersuchten überwinterten Blätter waren anthocyaninfrei oder aber sie führten etwas roten Zellsaft in den apikalen Blatteilen; die jungen Blätter führten reichlich Anthocyanin. (19. 6. 1925, Tooma.)

Bevor sich die absterbenden Blätter loslösen, färben sie sich intensiv violettrot. Die Anthocyaninbildung beginnt im grünen Blatte; am wenigsten Pigment wird in der Blattnervatur gebildet.

In der Blattspreite sind die Epidermiszellen auf der Blattober- und Unterseite farblos. Besonders hoch dürfte die Konzentration des roten Pigments im Zellsaft der peripheren Schichten des Palissadenparenchyms sein. Die Zellen des Schwammparenchyms führen nur wenig Anthocyanin. Die Mesophyllzellen enthalten Xanthoplasten, die in den Zellen oft in gelben Ballen vereinigt auftreten. (26. 8. 1923, 25. 8. 1925, Tooma.) — Die winterliche Braunfärbung war Mitte Oktober bereits vollständig ausgebildet. Die Lokalisation des roten Zellsaftpigments war dieselbe wie im Frühjahr. (12. 10. 1925, Tooma.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1 . . 1]

208. *Lyonia calyculata* (L.) Rchb.

Im Winter fand ich die Blätter bei Exemplaren, die ich auf einem Hochmoor bei Tooma beobachtete, durch Krümmung der Blattstiele so gerichtet, dass ihre morphologischen Oberseiten sich berührten, die Unterseite der Blätter aber gut belichtet war. Die Blätter waren rötlichbraun gefärbt. In der Blattspreite sind die Epidermiszellen farblos, die Zellen des Palissadenparenchyms führen reichlich Anthocyanin in grossen polständigen Vakuolen, die in jeder Zelle die äussere Hälfte einnehmen (Fig. 3). Unter dieser Vakuole haben sich der plasmatische Inhalt und die gelblichgrünen Chloroplasten angehäuft. Die Zellen des Schwammparenchyms führen in der Nähe der unteren Epidermis reichlich Anthocyanin. Der Blattstiel enthält Anthocyanin in subepidermalen Zellschichten. (8. 4. 1925, Tooma.) — Ende Mai haben die überwinterten Blätter auf der Oberseite eine grüne Färbung angenommen. Die bräunliche Färbung der Blattunterseite ist durch entsprechend gefärbte Schuppen bedingt. Sowohl alle Teile der Blattspreite, als die Blattstiele erwiesen sich als anthocyaninfrei. (24. 5. 1925, Tooma.) — Die Blätter, die sich im Sommer entwickeln, sind anfangs ganz anthocyaninfrei; sie sind von bräunlichen Schuppenhaaren dicht bedeckt. (1. 6. 1925, Mustoja, Petserimaa.)

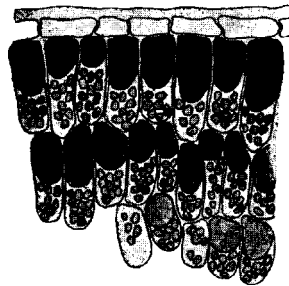


Fig. 3. *Lyonia calyculata*. Blattquerschnitt. Die Palisadenzellen enthalten eine polständige mit violettrottem Zellsaft gefüllte Vakuole. Vergr. ca 450 mal.

Schon frühzeitig sieht man die untersten Blätter sich allmählich bräunlich, dann rötlich, zuletzt karminrot färben. Die Hauptmenge der Herbstblätter bildet sich jedoch erst im September und Oktober. Die Herbstblätter sind nur an belichteten Stellen rot; da, wo sie von Blättern, Stengeln etc. verdeckt waren, bilden sich stets gelbe Silhouetten, wobei die Grenze zwischen dem gelben und dem roten Spreiteil oft scharf ist. In der Spreite fand ich die Epidermiszellen farblos, die Palissadenzellen führten reichlich violettroten Zellsaft. In dem Schwammparenchym enthalten gewöhnlich nur die untersten Zellschichten rosaroten Zellsaft. Es sei vermerkt, dass die Xanthoplasten und die aus diesen entstandenen gelben Öltropfen sich an den inneren Tangentialwänden der Palissadenzellen angesammelt haben, — ähnlich, wie in den überwinternden Blättern. Die anthocyaninführende Vakuole dagegen sieht ganz anders aus, als in den genannten Blättern — sie erfüllt hier fast den ganzen Innenraum der Zelle. (11. 9. 1923, 19. 6. 1925, 25. 8. 1925, 12. 10. 1925, Tooma.) — Anfang Oktober war bei den überwinternden Blättern die Winterfärbung schön ausgeprägt. Die Lokalisation des Pigments fand ich übereinstimmend mit den schon beschriebenen, im April untersuchten Blättern. (7. 10. 1925, Tooma.)

Beob. P.-Komb.: A [(1)1(1) . . 1]

(208 a.) *Arctous alpina* (L.) N d z.

Die jungen Blätter dieser Pflanze untersuchte Gertz¹⁾. Er fand Anthocyanin in den Zellen des Palissadenparenchyms und in den äussersten Zellschichten des Schwammparenchyms. Im Sommer sind die Blätter grün, nehmen aber im Herbst, bevor sie sich loslösen, eine intensive karminrote Färbung an, die wohl sehr auffallend sein muss, denn sie ist mehrmals von verschiedenen Forschern beschrieben worden (Schröter, Kerner, Overton, Gertz). Anthocyanin befindet sich bei den Herbstblättern in den Mesophyllzellen.

P.-Komb.: A [1(1)1]

209. *Arctostaphylos uva ursi* (L.) Spr.

Auf trockenen, gut belichteten Standorten besitzen die Blätter von *A. uva ursi* im Winter eine intensive braunrote Färbung. Diese

1) Gertz, O., „Studier“, p. 323.

Färbung ist oft schon Ende September gut ausgeprägt. Bei Untersuchung derartiger Blätter fand ich roten Zellsaft in den unteren Epidermiszellen, in den Zellen des Palissaden- und zum Teil auch des Schwammparenchyms. In letztgenanntem Gewebe sind es die untersten Zellschichten in der Nähe der Epidermis, die gefärbt sind. Die Zellen führen reichlich Chloroplasten (ca 5—8 μ). Die Blattstiele führen Anthocyanin in den Epidermiszellen und den Zellen des subepidermalen Gewebes. (27. 9. 1925, Petserimaa.) Die Blätter von *A. uva ursi* treten oft auch im Winter grün gefärbt auf, wobei die Blattspreite anthocyaninfrei ist. (10. 4. 1926, Nömme, Tallinn.) Im Frühling werden die geröteten Blätter grün. Die Blattspreite ist hierbei in allen Teilen anthocyaninfrei. Nur der rötliche Blattstiel führt Anthocyanin in den subepidermalen Zellschichten, wobei die Farbstoffkonzentration in den Zellen gering ist. Die jungen Blätter sind mehr oder minder intensiv rötlichbraun gefärbt. Oft ist die Färbung auf der Blattunterseite besonders ausgeprägt, was damit im Zusammenhang stehen dürfte, dass diese bei den genannten Blättern gut belichtet ist. In der Spreite fand ich die Epidermiszellen ungefärbt. Die 1—2 äussersten Mesophyllschichten bilden einen roten Mantel um den grünen zentralen Teil; sie führen den Farbstoff gelöst im Zellsaft. Im Blattstiel fand ich ebenfalls die Epidermiszellen farblos, die peripheren Schichten des subepidermalen Gewebes waren intensiv rot gefärbt. Stellenweise reichten die Zellen mit rotem Zellsaft bis zu den Leitbündeln. (15. 5. 1923, Waschina-Gora; 1. 6. 1925, Mustoja, Petserimaa.)

Bevor die absterbenden Blätter sich loslösen, färben sie sich intensiv rot¹⁾. Derartige Herbstblätter beobachtete ich vom Juni an. Die Anthocyaninbildung beginnt in grünen Blättern; es findet weiter gleichzeitiger Chlorophyllabbau und Anthocyaninsynthese statt. Die Quer- und Flächenschnitte zeigen, dass die Epidermiszellen farblosen Zellsaft führen. Die peripheren Mesophyllschichten weisen reichlich Anthocyanin auf, ausserdem enthalten die Mesophyllzellen Xanthoplasten (2,5—4 μ) und gelbe Öltropfen. (24. 6. 1924, Tagamõis, Saaremaa; 27. 9. 1925, Petserimaa.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1..1]; A [(1)(1)(1)..1]

1) Vergl. Gertz, O., Bot. Notiser, Lund 1911, p. 209.

210. *Vaccinum myrtillus* L.

Im Frühjahr sind die jungen Blätter oft anthocyaninreich¹⁾. Bei Exemplaren trockener, gut belichteter Standorte, ebenso bei solchen auf nassem Torfboden, können die Blätter so intensiv gefärbt sein, dass die ganze Pflanze braunrot erscheint. Dagegen findet man oft die Blätter der *V. myrtillus*-Exemplare aus *Picea excelsa*-Wäldern rein grün gefärbt. In lichten Wäldern, Gebüsch etc. tritt am häufigsten teilweise Pigmentation auf, und nur der Blattrand und die apikalen Teile der Spreite sind braunrot. — In der Blattspreite der Frühlingsblätter fand ich die Epidermiszellen stets mit farblosem Zellsaft. Anthocyanin führen periphere Zellschichten des Mesophylls. Die Knospenschuppen enthalten, falls sie anthocyaninführend auftreten, roten Zellsaft ausschliesslich in subepidermalen Zellen. Bei Exemplaren aus dem Waldschatten sind die Knospenschuppen gelblichweiss gefärbt und erweisen sich stets als anthocyaninfrei. (5. 5. 1925, unv. Tartu.) — Obwohl ich zuweilen Anfang Juni noch Exemplare mit teilweise geröteten jüngeren Blättern antraf, sind die Blätter zu dieser Zeit gewöhnlich vollständig anthocyaninfrei. (1. 6. 1925, Mustoja, Petserimaa.)

Die ersten rotgefärbten Herbstblätter beobachtete ich Ende August. Die Bildung von Anthocyanin beginnt im grünen Blatte, und zwar an denselben Stellen, die im Frühjahr den grössten Anthocyaningehalt aufwiesen, also in den apikalen Blatteilen. Gleichzeitig mit diesem Prozess findet Chlorophyllabbau statt. In der Nervatur bildet sich am wenigsten Anthocyanin, weshalb diese als weissliche, sehr feine Äderung auf der karminroten Blattspreite hervortritt. — Die Spreite führt in den Epidermiszellen farblosen Zellsaft; Anthocyanin enthalten die Palissadenzellen und die untersten Zellschichten des Schwammparenchyms, die karminrot erscheinen. Die Mesophyllzellen führen ausserdem blassgrün gefärbte Chloroplasten und Xanthoplasten. In dem Blattstiel ist Anthocyanin in den Epidermiszellen und den peripheren subepidermalen Zellschichten vorhanden. — Die Herbstblätter der in tiefem Waldschatten wachsenden Exemplare sind rein gelb gefärbt. Sowohl Spreite als Blattstiel sind bei derartigen Pflanzen stets anthocyaninfrei. (26. 8. 1923, 25. 8. 1925, Tooma; 7. 10. 1925, Tartu.) — Die weissbeerige Form *leucocarpum* Dumor-

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 323.

tier dürfte auch in vegetativen Organen anthocyaninfrei sein und sich wie \bar{A} [000] verhalten.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]; A [(1)(1)(1)]

211. *Vaccinium uliginosum* L.

Die jungen Blätter dieser Pflanze sind bei Waldexemplaren gewöhnlich anthocyaninfrei. Dagegen sind sie bei den Hochmoorpflanzen wohl stets in den apikalen Teilen der Spreite und am Blattrande bräunlichrot gefärbt. Die basalen Teile der Spreite sind auch bei stark geröteten Exemplaren oft rein grün, ebenso ist der Blattstiel gewöhnlich anthocyaninfrei. Die geröteten Blattteile führen Anthocyanin in Palissadenzellen und in dem an die untere Epidermis angrenzenden Schwammparenchym. Auch tieferliegende Mesophyllschichten führen nicht selten roten Zellsaft. Die Nervatur enthält stets viel weniger Anthocyanin als die anderen Teile der Spreite. (15. 5. 1923, Petserimaa; 14. 5. 1925, Elva.) — Bei den Blättern, die ihr Wachstum abgeschlossen haben, sind sowohl Spreite als Blattstiel anthocyaninfrei. Schon Ende Mai sind derartige Blätter vorhanden, jedoch führen zu dieser Zeit jüngere Blattspreiten oft noch Anthocyanin. (24. 5. 1925, Tooma.) — Auf trockenem Moorboden fand ich Exemplare, deren Blätter ca 9 : 12 mm betragen und die Mitte Juni noch starke Rotfärbung aufwiesen. Der gesamte diesjährige Zuwachs betrug bei diesen Exemplaren (zusammen mit den Blättern gemessen) ca 2 cm. Dagegen war der Zuwachs bei normalen Exemplaren 6—7 cm und die Blätter waren ca 10 mm breit und 25 mm lang. Bei letzteren war ein sehr schmaler Streifen am Blattrande rot. Grösstenteils war jedoch auch dieser Streifen verschwunden, und die Blätter zeigten sich dann in allen Teilen anthocyaninfrei. (19. 6. 1925, Tooma.)

Die ersten roten Herbstblätter beobachtete ich schon Ende August, jedoch erst im Oktober entlaubt sich die Pflanze. Die Anthocyaninbildung beginnt zuerst bei den ältesten Blättern und ergreift allmählich immer jüngere. Bei jedem einzelnen Blatte erscheint die Färbung ziemlich gleichzeitig an verschiedenen Stellen der Blattoberfläche, mit Ausnahme der Stellen, wo sich im Blattgewebe die Leitstränge befinden. Gleichzeitig mit diesem Prozesse findet Chlorophyllabbau statt, und so entstehen prachtvoll karminrote Herbstblätter, bei denen die Blattoberseite, mit Ausnahme der Nervatur, besonders stark gefärbt ist. Letztere

tritt als feine gelbliche Äderung auf dem roten Grunde hervor. An Querschnitten durch die Blattspreite sieht man, dass die Epidermiszellen farblosen Zellsaft führen; das stark entwickelte Gewebe der Palissadenschicht enthält roten Zellsaft, ebenso die Zellen des Schwammparenchyms. Die Mesophyllzellen führen ca 2—2,5 μ messende Xanthoplasten. Der Blattstiel dagegen zeigt Anthocyanin sowohl in den Epidermiszellen als in peripheren Zellschichten unter der Epidermis. In anderen Fällen fand ich auch im Blattstiel ausschliesslich subepidermal lokalisiertes Anthocyanin. (7. 10. 1925, unw. Tartu; 12. 10. 1925, Tapa.) — An sehr beschatteten Stellen können auch gelbe Herbstblätter entstehen, die nur Xanthoplasten führen.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]; A [(1)(1)1]; A [(1)(1)(1)]

212. *Vaccinium vitis idaea* L.

Bei dieser Pflanze sind die Blätter bei Exemplaren mehr beschatteter Lokalitäten im Winter dunkelgrün gefärbt und in der Spreite anthocyaninfrei. Dagegen bilden Exemplare, die auf trockenen, gut belichteten Standorten auftreten, oft reichlich Anthocyanin¹⁾, und im Frühjahr findet man sie nicht selten intensiv braunrot gefärbt. Die Blattspreite führt bei den geröteten Exemplaren reichlich Anthocyanin in den Palissadenzellen; auch die Zellen des Schwammparenchyms führen roten Zellsaft. Die Epidermiszellen sind farblos; nur am Blattrande, wo die Pigmentation am stärksten ist, treten auch anthocyaninführende Epidermiszellen auf. Der Blattstiel enthält Anthocyanin in den subepidermalen Parenchymzellen; die Epidermiszellen führen farblosen Zellsaft. (30. 4. 1923, 8. 4. 1925, Tartu; 14. 4. 1925, Voldi.) — Junge Blätter fand ich bei Exemplaren gut belichteter, trockener Lokalitäten auch Ende Mai mehr oder weniger rotbraun gefärbt. Sie führten Anthocyanin in subepidermaler Lokalisation. Der Blattstiel war besonders auf der Unterseite rötlich gefärbt und enthielt roten Zellsaft in den Parenchymzellen. Die Epidermis fand ich farblos. (31. 5. 1925, Mustoja, Petserimaa.)

Die absterbenden Blätter sind intensiv karminrot gefärbt. Die Blattspreite führt Anthocyanin in den Palissadenzellen, die Zellen des Schwammparenchyms sind in der Regel farblos. Im Blattstiel fand ich dieselbe Anthocyaninlokalisierung; auch hier sind

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 324.

die Epidermiszellen farblos. (31. 5. 1925, Mustoja, Petsrimaa; 18. 6. 1925, Tooma.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1..1]; A [(1)(1)(1)..1]

213. *Vaccinium oxycoccus* L.

Die überwinterten Blätter sind stark braunrot gefärbt, ebenso die jüngeren Stengelteile. In der Blattspreite ist die Epidermis anthocyaninfrei, die Palissadenzellen führen intensiv violettroten Zellsaft, die Zellen des Schwammparenchyms in der Nähe der unteren Epidermis enthalten ebenfalls Anthocyanin. Im Blattstiel tritt Anthocyanin in subepidermalen Zellen auf. (8. 4. 1925, Tooma.) — Ende Mai sind die überwinterten Blätter rein grün gefärbt. Die Spreite ist anthocyaninfrei. Der Blattstiel führt Anthocyanin in den Parenchymzellen, die Epidermiszellen sind farblos. (24. 5. 1925, Tooma.) — Die jungen Blätter waren auch im Juni verhältnismässig intensiv braunrot gefärbt. In ihnen fand ich dieselbe Anthocyaninlokalisation, wie in den überwinterten Blättern. (19. 6. 1925, Tooma.)

Absterbende Blätter sind rot gefärbt; nur in den Fällen, wo ein Blatt oder ein Teil des Zweiges mit mehreren Blättern im *Sphagnum*-Polster ganz verborgen ist, sind die Herbstblätter rein gelb. Auch bei dieser Pflanze ist es ganz deutlich zu sehen, dass die herbstliche Anthocyaninbildung im grünen Blatte beginnt. Die schön karmin- bis violettrot gefärbten Blätter führen roten Zellsaft in den Zellen des Palissadenparenchyms und den untersten Zellschichten des Schwammparenchyms, die inneren Zellschichten sind gewöhnlich farblos. Die Mesophyllzellen enthalten ausserdem gelbe Xanthoplasten (ca 2,5 μ). Die gelben Herbstblätter verdanken ihre Färbung nur diesen letzteren. (25. 8. 1925, Tooma.)

Im Oktober haben die überwinternden Blätter bereits ihre braunrote Färbung angenommen. Nur da, wo ein Blatteil durch ein anderes Blatt oder irgendein anderes Objekt verdeckt ist, besteht die grüne Sommerfärbung unverändert. Die Lokalisation des roten Zellsaftpigments — wie beschrieben. Die Chloroplasten, deren Grösse ca 5 μ beträgt, sind gelblichgrün bis bräunlichgrün gefärbt. (7. 10. 1925, Hochmoor unw. Tartu; 12. 10. 1925, Tooma.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1..1]

214. *Calluna vulgaris* (L.) Salisb.

Im Frühling (März-April) sind die *Calluna*-Heiden eigenartig rotbraun gefärbt, was durch reichlichen Anthocyaningehalt der überwinterten Blätter bedingt ist. Die Blätter sind rotbraun bis rotviolett, jedoch nur an gut belichteten Teilen der Zweige, während die beschatteten Teile grün sind. Querschnitte durch die Blätter zeigen folgendes: die Epidermiszellen führen farblosen Zellsaft; die Palissadenzellen enthalten je eine grosse, mit violett-rotem Zellsaft erfüllte Vakuole (oder zuweilen 2—3 Vakuolen). Diese Vakuole nimmt die der Epidermis zugewandte Zellhälfte ein. Da die Chloroplasten sich unter dieser Vakuole befinden, so gelangen zu ihnen nur Lichtstrahlen, die den roten Filter passiert haben. Die folgende Zellschicht führt gewöhnlich viel weniger Anthocyanin. Sie kann auch, ebenso wie die tieferliegenden Teile des Blattes, farblos sein. (30. 4. 1923, Tartu; 8. 4. 1925, Tooma.) — Ende Mai fand ich die überwinterten Blätter grösstenteils grün gefärbt und anthocyaninfrei. Die jungen Blätter dagegen führten in der Regel roten Zellsaft in derselben Lokalisation, wie die Winterblätter. (24. 5. 1925, 19. 6. 1925, Tooma.)

Bei vielen Exemplaren haben sich ziemlich zahlreiche absterbende Blätter gebildet. Diese sind an gut belichteten Pflanzenteilen in der Regel rot gefärbt, während bei den irgendwie verdeckten (beschatteten) Zweigen die absterbenden Blätter eine gelbe Färbung aufweisen. In den roten Blättern sind die Epidermiszellen farblos; die Zellen des Palissadengewebes führen reichlich Anthocyanin, auch in den tieferliegenden Zellen ist der Zellsaft oft rosa gefärbt. Ausserdem befinden sich in den Zellen des Blattgewebes gelbe Xanthoplasten (ca 2,5 μ). (25. 8. 1925, 12. 10. 1925, Tooma.)

Die Winterfärbung war bei den Exemplaren der Hochmoore bei Tooma und Tähtvere (unw. Tartu) bereits im Oktober gut ausgeprägt. Die Lokalisation des Pigments war dieselbe, wie bei den schon beschriebenen Exemplaren, die im April untersucht wurden. (7. 10. 1925, Tähtvere; 12. 10. 1925, Tooma.)

Von *Calluna vulgaris* beobachtete ich eine weissblühende Form, die in den vegetativen Teilen vollständig anthocyaninfrei war, während andere in der Nähe wachsende Exemplare verhältnismässig reichlich Anthocyanin führten und braunrote junge und rote absterbende Blätter besaßen. Bei den weissblühenden Exempla-

ren waren auch gut belichtete absterbende Blätter rein gelb gefärbt. (August 1923, Petseri.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1..1]; \bar{A} [000]

Primulaceae.

215. *Primula officinalis* (L.) Jacq. *a. genuina* Pax.

Dieser Pflanze fehlt das Vermögen zur Anthocyaninproduktion nicht, jedoch könnte man es hier als rudimentär bezeichnen. Die jungen Blätter besitzen gelbgrüne Spreiten, deren laterale eingerollte Teile, ebenso wie die mittleren Spreitenteile, stets anthocyaninfrei gefunden wurden. Der Blattstiel ist in den basalen Teilen, oder aber in seiner gesamten Länge, rötlich bis rosa gefärbt und führt rosaroten Zellsaft. Die Zellen mit rosafarbigem Zellsaft sind in der Nähe des grösseren zentralen und der zwei lateralen Leitstränge häufig; jedoch auch sonst treten oft in dem farblosen parenchymatischen Gewebe, auch in von den Leitbündeln entfernten Teilen, isolierte Zellen mit rosa bis rosarotem Zellsaft auf. (14. 5. 1925, Elva.) — Wie ich an blühenden im Juni untersuchten Exemplaren sehen konnte, sind zuweilen auch die Epidermiszellen im Blattstiel anthocyaninführend. — Die Rosettblätter haben ihre definitive Grösse erreicht, ihre rein grüne Spreite ist stets anthocyaninfrei. Auch bei ganz jungen Blättern, deren Spreite nur einige mm beträgt, ist diese gelbgrün gefärbt und ebenfalls anthocyaninfrei. (2. 6. 1925, Waschina Gora.)

Nachdem die Kapsel Früchte reif geworden sind, beginnen die Blätter zu vergilben. In der Spreite führen sie nie eine Spur von Anthocyanin. Ihre gelbe Färbung rührt her von Xanthoplasten und gelben Oltropfen. (5. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Beob. P.-Komb.: A [000]

216. *Primula officinalis* L. *β. macrocalyx* Bunge.

Diese Pflanze beobachtete ich bei Tschernal auf Nordabhängen zugleich mit *Erythronium dens canis*; *Corydalis bracteata* etc. Die jungen Blätter besaßen stets grüne, anthocyaninfreie Blattspreiten. (20. 4. 1921.) — Im Herbst färbten sich die Blätter verhältnismässig intensiv gelb; nie war in ihnen auch nur eine Spur von Rotfärbung zu bemerken. (Tschernal, Nord-Altai.)

Beob. P.-Komb.: A [000]

217. *Primula farinosa* L.

Diese Pflanze bildet im Herbst zwiebelähnliche aufrechte Rosetten, die frei überwintern. Die Blätter besitzen eine wenig entwickelte Spreite, sind mit einer „Mehlschicht“ bedeckt und erweisen sich stets als anthocyaninfrei. Ebenso fehlen in den Blättern Hämatokarotinoide. (14. 4. 1925, Voldi.) — Bei blühenden Exemplaren fand ich die Blätter in allen Teilen, auch im Blattrande und der Blattbasis, stets anthocyaninfrei. (16. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Im Allgemeinen fehlt aber der Pflanze die Fähigkeit Anthocyanin zu bilden nicht, denn der Blütenschaft, die Kelch- und Kronblätter führen mehr oder minder reichlich violettroten Zellsaft.

Die ersten Herbstblätter beobachtete ich bei Exemplaren auf der Insel Kassaar bereits im Juli. Es waren die ältesten Rosettblätter, die eine intensive rein gelbe Färbung angenommen hatten. Diese rührt von Xanthoplasten ($3-5 \mu$) und gelben Öltröpfchen, die aus diesen hervorgegangen sind, her. (11. 7. 1925, Kassaar.) — Im September fand ich sämtliche ausgewachsene Rosettblätter vergilbt. Die überwinternden jungen graugrünen Rosetten erheben sich kontrastvoll über diese gelben Blätter (Taf. I, B). Die überwinternden Rosetten sind anthocyaninfrei. (13. 9. 1925, Tartu; 10. 10. 1925, Tapa.)

Beob. P.-Komb.: A [000]

218. *Androsace septentrionalis* L.

Diese überwinternd einjährige Pflanze enthält im Winter in ihren Rosettblättern oft reichlich Anthocyanin und ist dann stark braunrot gefärbt. Als die Rosetten Anfang Mai untersucht wurden, hatten die Blätter zum Teil noch ihre Winterfärbung beibehalten. Die obersten Blätter der Rosette waren in ihren apikalen Teilen, insbesondere auf der Blattunterseite, stark rötlich; die mittleren enthielten besonders reichlich Anthocyanin auf der Blattoberseite, während die untersten Blätter sich aus Winterblättern direkt in „Herbstblätter“ verwandelt hatten. In diesen letzteren war der Anthocyaningehalt jedenfalls nicht geringer, als in gut pigmentierten Winterblättern; da sich in ihnen die Chloroplasten in Xanthoplasten umgewandelt hatten, so kam bei ihnen die karminrote, durch Anthocyanin bedingte Färbung unverdeckt zur Geltung. Sowohl in den jungen braunroten chlorophyllreichen

Blättern als in den absterbenden karminroten fand ich Anthocyanin ausschliesslich in den Epidermiszellen, die Mesophyllzellen führten farblosen Zellsaft. (5. 5. 1925, unw. Tartu.) — Der basale Teil des Blütenschaftes ist oft intensiv braunrot gefärbt. Er führt ebenfalls nur in Epidermiszellen roten Zellsaft. Die jüngeren Blätter der Rosette, die sich im Frühjahr und im Sommer weiterentwickeln, sind grün gefärbt und sowohl in Epidermis- als Mesophyllzellen anthocyaninfrei. Bevor sie aber absterben (zuweilen fand ich schon in der zweiten Hälfte des Juni alle Blätter verdorrt), bildet sich in ihnen Anthocyanin, und zwar bereits in chlorophyllreichen Blättern. Da gleichzeitig mit Anthocyaninbildung Chlorophyllabbau stattfindet, so entstehen zuletzt karminrote Blätter. Diese führen in den Epidermiszellen der Blattober- und Unterseite roten Zellsaft, die Mesophyllzellen sind stets farblos. Auch in anderen Teilen der Pflanze (Kelchblätter, Blütenstiele etc.) findet sich Anthocyanin nur in den Epidermiszellen. (23. 6. 1924, Harrilaid, Saaremaa.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

219. *Lysimachia vulgaris* L.

Die jungen Triebe, die im Frühling die Erdoberfläche durchbrechen, sind dicht mit dreieckigen Niederblättern bedeckt, welche intensiv violettrot bis karminrot gefärbt sind, besonders auf ihrer morphologischen Unterseite. Die Niederblätter führen farblosen Zellsaft in den Epidermiszellen; die Zellen des Mesophylls sind sehr reich an Anthocyanin, der gelöst im Zellsaft auftritt. Oft ist das gesamte subepidermale Gewebe rot gefärbt. (27. 4. 1925, Tartu.) — Die Niederblätter untersuchte ich nachher Mitte Mai ich fand sie ebenso intensiv rot gefärbt, auch die Lokalisation des Pigments war dieselbe. (14. 5. 1925, Elva.) — Bei ca 60 cm hohen, zum Teil blühenden Exemplaren war ein Teil der Niederblätter vertrocknet, wo sie aber noch turgeszent waren, fand ich in ihnen stets sehr beträchtliche Anthocyaninmengen. — Die Niederblätter verhalten sich also wie A [111].

Der Stengel ist bei Frühlingstrieben oft braunrot gefärbt und führt reichlich Anthocyanin, besonders in den äussersten Zellschichten der primären Rinde. Die Epidermiszellen fand ich farblos. (27. 4. 1925.) — Bei zwei Wochen später untersuchten Exemplaren hatten sich die oberen Stengelteile mehr grün gefärbt, die basalen Teile aber wiesen sehr intensive karminrote

Färbung auf; auch unterirdische Stengelteile waren rötlich gefärbt. Die Lokalisation des roten Pigments fand ich unverändert. (12. 5. 1925.) — Bei den im Juni untersuchten Exemplaren war der Stengel in den oberen Teilen grün, die basalen Teile dagegen fand ich intensiv karminrot gefärbt, wobei auf der roten Fläche weissliche kleine Flecken auftraten. Diese Flecken bestehen aus farblosen Zellen, die sich unter den Spaltöffnungen befinden. Anthocyanin führen die Parenchymzellen der primären Rinde, die Epidermis ist farblos. Die intensiv violettrot gefärbten unterirdischen Ausläufer sind mit winzigen weisslichen Flecken bedeckt, in denen sich die Stomata befinden. Merkwürdigerweise fand sich Anthocyanin in diesen kräftig pigmentierten unterirdischen Achsentellen auch in den Epidermiszellen. (14. 6. 1925, Vägeva.) — In anderen Fällen fand ich die Ausläufer fast farblos. (7. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.) — Die Rotfärbung der unteren Stengelteile wird bis zum Vergilben der Pflanze beibehalten. Auch die Lokalisation des Pigments bleibt unverändert. (13. 9. 1925, 20. 9. 1925, unw. Tartu.)

Die jungen Blätter führen Anthocyanin zum mindesten in ihrer apikalen Hälfte, besonders im Blattrande. Die Lokalisation des roten Zellsaftes ist stets subepidermal. (12. 5. 1925.) — Alle Blätter der ca. 60 cm hohen, noch nicht blühenden Exemplare sind rein grün gefärbt. Sie erwiesen sich bei mikroskopischer Untersuchung als anthocyaninfrei. (10. 6. 1925, unw. Tartu; 19. 6. 1925, Vägeva.)

Bei blühenden Exemplaren waren die unteren Blätter zum Teil abgefallen, ihnen folgten zuerst verdorrte bräunliche, dann intensiv gelbe. Diese gelben Blätter fand ich stets anthocyaninfrei; ihre Färbung bedingten Xanthoplasten und gelbe (Xanthokarotinoide enthaltende) Öltropfen. (7. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.) — Bei Exemplaren, die reife Früchte trugen, waren die Blätter grösstenteils oder auch vollständig vergilbt. Dieser Prozess beginnt bei jedem Blatte an seinem Rande und der Blattspitze; allmählich verbreitet sich die Gelbfärbung über die gesamte Blattspreite. Diese Färbung rührt von intensiv gelben, ca. 1,5—2 μ messenden Xanthoplasten her. Diese befinden sich in den Palisadenzellen, hauptsächlich in der Nähe der inneren Tangentialwand. Nie fand ich in den absterbenden Blättern Anthocyanin. (13. 9. 1925, 20. 9. 1925, unw. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

220. *Trientalis europaea* L.

Besonders anthocyaninreich sind Exemplare gut belichteter Standorte auf Torfboden. Im Frühling sind derartige Pflanzen oft in sämtlichen oberirdischen Teilen (Stengel, Laub- und Niederblätter) stark braunrot gefärbt. In der Blattspreite ist die Epidermis farblos; die peripheren Mesophyllzellen führen roten Zellsaft und bilden gewöhnlich einen ununterbrochenen roten Mantel um die zentralen, grünen Teile des Blattquerschnittes. Die Niederblätter führen Anthocyanin, zum Teil auch in den Epidermiszellen. Im Blattstiel ist Anthocyanin hauptsächlich in subepidermalen Parenchymzellen vorhanden, aber auch die Epidermiszellen enthalten roten Zellsaft. Im Stengel tritt Anthocyanin in den Zellen des Rindenparenchyms und in den Markzellen auf, wobei sich in dem anthocyaninführenden Gewebe oft farblose Zellkomplexe vorfinden. (31. 5. 1925, Tedremägi, Petsrimaa.)

Bei blühenden Waldexemplaren fand ich die Blätter vollständig grün und anthocyaninfrei. Der Stengel ist in seinem oberen Drittel ebenfalls grün gefärbt, die unteren Teile sind aber mehr oder weniger intensiv braunrot. Die Lokalisation des Pigments im Stengel ist so wie beschrieben. (8. 6. 1925, unw. Tartu.) — Exemplare von gut belichteten Standorten auf trockenem Torfboden fand ich auch Mitte Juni mehr oder minder anthocyaninreich. (17. 6. 1923.)

Im August findet man die Pflanze bereits in Herbstfärbung. Die Anthocyaninbildung beginnt im grünen Blatte, im Blatt-
rande und an der Blattspitze; bald verbreitet sich die Rötung auch über die anderen Teile der Spreite. Am längsten grün bleiben die Blattstiele zu beiden Seiten vom Mittelnerv. In der Blattspreite befindet sich das Anthocyanin in den peripheren Zellschichten des Mesophylls; die zentralen Teile enthalten farblosen Zellsaft. Die Mesophyllzellen führen ausserdem gelbe Xanthoplasten und Xanthokarotinoide enthaltende Öltropfen. Auch der Stengel ist stark rot gefärbt, er führt Anthocyanin subepidermal lokalisiert¹⁾. (20. 8. 1925, 20. 9. 1925, unw. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

221. *Glaux maritima* L.

Diese Pflanze besitzt das Vermögen, Anthocyanin sowohl im Stengel als in den Blättern zu bilden. Oft sind jedoch ihre Blät-

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 331.

ter schon im Frühsommer anthocyaninfrei. In den Fällen, wo grüne Blätter roten Zellsaft enthielten, waren der Blattrand und die apikalen Blatteile rötlich gefärbt. In der Spreite sind die Epidermiszellen anthocyaninfrei, oder aber es führen einige dieser Zellen roten Zellsaft. Am meisten Anthocyanin enthalten die peripheren Zellschichten des Mesophylls. In den Stengeln und Ausläufern führen Anthocyanin sowohl die Epidermiszellen als die peripheren Schichten der primären Rinde. Ein zweites Anthocyaninmaximum befindet sich oft in der Nähe des Zentralzylinders. (5. 6. 1924, Kallaste, Muhu.) — Ende Juli beobachtete ich bei *G. maritima* reichliche Bildung von „Herbstblättern“. Diese sind in der Regel gelb gefärbt. Nur da, wo sich die Rotfärbung vom Frühjahr her erhalten hat, bilden sich rote absterbende Blätter. Diese fand ich viel seltener als gelbe. In roten Blättern fand sich Anthocyanin besonders reichlich in den Zellen des Palissadenparenchyms, die tieferen Mesophyllschichten waren schwach rosa gefärbt, oder aber die Zellen enthielten hier farblosen Zellsaft. Die Mesophyllzellen führten ausserdem Xanthoplasten oder auch gelbe Öltropfen. Die gelben Blätter verdanken ihre Färbung ausschliesslich den Xanthokarotinoiden. (29. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Beob. P.-Komb.: A [(1)(1)(1)]

222. *Samolus Valerandi* L.

Diese Pflanze ist in ihren oberirdischen vegetativen Organen eigenartig grün bis blassgrün gefärbt; nie ist am Stengel oder Blatt eine Rotfärbung zu bemerken. Bei mikroskopischer Untersuchung fand ich die Blattspreite anthocyaninfrei. Die Mesophyllzellen und ebenso die Schliesszellen auf der Blattober- und Unterseite führen ausschliesslich Chloroplasten. Der Stengel führt in der primären Rinde ebenfalls nur Chloroplasten und ist stets frei von roten Zellsaft- und Plastidenpigmenten. (13. 7. 1925, Ristlaid, Keina.)

Die untersten Blätter haben bei sehr vielen Exemplaren eine blassgelbe Färbung angenommen. Diese absterbenden Blätter sind in ihren Querschnitten fast farblos, denn die Xanthoplasten oder Übergangplastiden (zu Chloroplasten) sind sehr schwach gefärbt. (2. 8. 1925, Ristlaid.) — Die Exemplare von Ristlaid, die in den Botanischen Garten in Tartu verpflanzt wurden, hatten Ende August gelbe Herbstblätter gebildet. Diese waren frei von roten Pigmenten. (20. 8. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: [000]

Oleaceae.

223. *Fraxinus excelsior* L.

Die fast schwarze Färbung der Knospenschuppen rührt her von abgestorbenen, mit schwarzbraunem Inhalt gefüllten Haarbildungen, die sowohl die Innen- wie die Aussenseite der Niederblätter bedecken, auf ihrer morphologischen Unterseite aber besonders zahlreich sind. In der Regel sind alle Zellen der Niederblätter anthocyaninfrei, jedoch an den Knospenschuppen der basalen Schösslinge erkennt man, dass ihnen das Vermögen Anthocyanin zu bilden nicht fehlt, denn man findet solche mit violettrottem Zellsaft in den Epidermiszellen. (18. 2. 1925, 28. 2. 1925, unw. Tartu.) — Im April untersuchte Knospenschuppen fand ich unverändert. Anthocyanin enthielten sie nicht. (14. 4. 1925, 24. 4. 1925, unw. Tartu.) — Anfang Mai öffnen sich die Knospen, die 2—4 äussersten Knospenschuppen verändern sich wenig, die folgenden bilden ein Spreitenrudiment. In allen Teilen erwiesen sie sich als anthocyaninfrei. (10. 5. 1925, unw. Tartu.) — Die Knospenschuppen haben eine mehr gelbliche Färbung angenommen, weil sich Xanthoplasten gebildet haben; Anthocyanin fand ich in ihnen nie. Sie sind zum Teil bereits vertrocknet, zum Teil im Loslösen begriffen. (17. 5. 1925, 29. 5. 1925, unw. Tartu.) — Die Knospenschuppen verhalten sich also wie A[(1)00].

Die jungen Blätter sind in ihren apikalen Teilen oft sehr dunkel violettbraun, fast schwarz gefärbt. Gewöhnlich ist die Blattunterseite stärker pigmentiert als die Oberseite; die Blattnervatur ist grünlich. Den violetten Zellsaft fand ich in den Epidermiszellen und in den peripheren Zellschichten des Mesophylls. Die inneren Mesophyllschichten führen farblosen Zellsaft. (10. 5. 1925, 17. 5. 1925, unw. Tartu.) — Die jungen Blätter können auch später violetten Zellsaft enthalten; die erwachsenen aber sind anthocyaninfrei, und zwar sowohl die Spreiten der Einzelblättchen als der Blattschaft und der Blattstiel. (16. 6. 1923, Petserimaa; 5. 6. 1924, Hellama, Muhu; 29. 5. 1925, unw. Tartu.)

Die Herbstblätter fand ich stets rein gelb gefärbt¹⁾ und in allen Teilen anthocyaninfrei. Die Vergilbung beginnt bei den ba-

1) Vergl. *Treviranus*, Bot. Ztg., 18. Jahrg., 1860, p. 281.

salen Jugae und ergreift dann die folgenden höherstehenden; zuletzt vergilbt das endständige Blättchen. In den Teilblättchen tritt die Gelbfärbung ziemlich gleichzeitig auf der gesamten Oberfläche auf. In den Schliesszellen befinden sich auch im abgefallenen gelben Blatte grüne Chloroplasten, die Mesophyllzellen enthalten ca 2,5—3 μ messende Xanthoplasten. (25. 9. 1925, univ. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

224. *Syringa vulgaris* L.

Knospenschuppen habe ich nicht untersucht. — Die jungen Blätter sind besonders bei freistehenden Individuen stark pigmentiert und erscheinen bräunlichviolett bis fast schwarz. Sie führen violetten Zellsaft in den Epidermiszellen sowohl der Blattober- als der Unterseite. In den Mesophyllzellen fand ich farblosen Zellsaft¹⁾. Der Blattstiel enthielt roten Zellsaft ebenso nur in den Epidermiszellen. (21. 5. 1923, Hort. Bot. Tartu.) — Im Sommer sind die Blätter grün gefärbt und in der Spreite und dem Blattstiel anthocyaninfrei. Dass diesen Blättern das Vermögen zur Anthocyaninbildung dennoch nicht fehlt, folgt daraus, dass bei Ringelungsversuchen²⁾ oberhalb der Ringelung sich rote Blätter bilden, ebenso entsteht Anthocyanin in den Blättern, die mechanisch verletzt³⁾ worden sind.

Die Herbstblätter sind nach Beobachtungen von Wiesner⁴⁾ gelb gefärbt. Dass die Herbstblätter zuweilen auch rot sind, folgt aus den Angaben von Linsbauer⁵⁾ und Buscalioni u. Pollacci⁶⁾. Letztgenannte Autoren fanden in den Herbstblättern Anthocyanin im Zellsaft der Palissadenzellen. — In Tartu beobachtete ich stets das Abwerfen von noch grünen Blättern, die ausser den Xanthokarotinoiden noch beträchtliche Mengen Chlorophyll enthielten. Die Blätter waren in der Regel anthocyaninfrei.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 335.

2) Linsbauer, L., Österr. Bot. Zeitschr. 1901, p. 1.

3) Gertz, O., „Studier“, p. 336.

4) Wiesner, J., Sitzungsab. d. Wien. Akad., Bd. 64, 1871, p. 480.

5) Linsbauer, L., 1901, l. c.

6) Nach Gertz, O., „Studier“, p. 336.

(224 a.) *Ligustrum vulgare* L.

Die jungen Blätter sind, soviel mir bekannt ist, nicht untersucht worden. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sie anthocyaninführend auftreten. Auch über ausgewachsene grüne Blätter fehlen nähere Angaben. — Im Herbst färben sich die Blätter dieser Pflanze sehr intensiv violett bis fast schwarz und bleiben so bis zum nächsten Frühjahr, zu welcher Zeit sie sich loslösen, ohne vorher grün oder gelb zu werden. Angaben über die Pigmentlokalisation bei diesen Blättern sind bei Gertz zusammengestellt¹⁾. Es dürfte hier A [1(1)1] oder A [(1)(1)1] vorliegen.

Gentianaceae.

225. *Erythraea litoralis* (Turner) Fr.

Bei jungen, noch nicht blühenden Exemplaren sind die Blätter und Stengel rein grün, oder aber der Blattrand ist im apikalen Blatteil bräunlich gefärbt. Die grünen Organe enthalten gut ausgebildete, normal gefärbte Chloroplasten, deren Durchmesser ca 4—5,5 μ beträgt. Da, wo der Blattrand bräunlich gefärbt ist, sind aus ihnen braunrote Chromoplasten entstanden. Sowohl Blätter als Stengel erweisen sich als anthocyaninfrei. Bei anderen Exemplaren, deren Entwicklung schon weiter vorgeschritten ist, sind die untersten Blätter der Rosette nicht selten rotbraun bis rötlich gefärbt. Bei diesen rötlichen Rosettblättern rührt die Färbung von Chromoplasten her. Die Grösse der letzteren beträgt ca 3,5—5 μ ; ihr Stoma ist gelblichbraun, die Grana aber dunkler und mehr rot gefärbt. Bei stark pigmentierten Blättern sind die Chromoplasten schön entwickelt und erinnern vollständig an Chromoplasten der *Potamogeton*-Arten. Anthocyanin tritt auch in den „Herbstblättern“ nicht auf²⁾. Da, wo diese Blätter eine rein gelbe Färbung aufweisen, befinden sich in ihnen ausschliesslich Xanthoplasten. (5. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Nachdem die Früchte halbreif geworden sind, färben sich besonders Exemplare auf salzreichen Standorten intensiv braunrötlich bis orangerot. Diese Färbung tritt zuerst bei den untersten

1) Gertz, O., „Studier“, p. 336.

2) Es sei erwähnt, dass die rosa Farbe der Krone durch Anthocyanin hervorgerufen wird, das, ebenso wie bei *E. pulchella*, in Anthocyanophoren auftritt. (Vergl. Lippmaa, Th., Beihefte zum Bot. Centralbl., Bd. XLIII, Abt. I, Heft 1, p. 127.)

Blättern auf; allmählich färben sich jedoch auch die höherstehenden, zuletzt ist die ganze Pflanze mehr oder minder stark rötlich. Bei derartigen Exemplaren findet man in den Mesophyllzellen und in der primären Rinde schön entwickelte Chromoplasten (ca 2—3 μ), die in den Zellen nicht selten bis 15—25 μ messende Ballen bilden. Die Schliesszellen führen auch in gerötetem Blatte grün (grünlich) gefärbte Chloroplasten. (25. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Ich überzeugte mich, dass die Pflanze sich auch anders verhalten kann. Auf Strandwiesen mit geschlossener Pflanzendecke sind die *E. litoralis*-Exemplare gewöhnlich hochwüchsiger. Ihre absterbenden Blätter sind gelb gefärbt und führen ausschliesslich Xanthoplasten und gelbe Xanthokarotinoide enthaltende Öltropfen. (2. 8. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Beob. P.-Komb.: C [(1)(1)1]; C [(1)(1)(1)]

226. *Erythraea pulchella* (Sw.) Fr.

Wie meine Beobachtungen auf der Insel Kassaar zeigen, verhält sich diese Art der vorigen sehr ähnlich. Sie tritt ebenfalls sowohl als C [(1)(1)(1)] wie als C [(1)(1)1] auf.

(226 a.) *Voyria tenella* Guild.

Bei diesem Saprophyt sind die Blattrudimente und Stengel gelblich rosa gefärbt und führen in den Zellen farbigen Zellsaft. Die Pflanze enthält nach Johow in allen oberirdischen Teilen nur Leukoplasten.

P.-Komb.: hA [111]

(226 b.) *Voyria trinitatis* Grieseb.

Dieser Saprophyt, den Johow¹⁾ näher untersucht hat, ist in allen oberirdischen Teilen, ausgenommen die gelbe Blüte, rosafarbig. Die Färbung rührt von „spindelförmigen, schön fleischroten Chromatophoren“ her.

P.-Komb.: hC [111]

(226 c.) *Voyria uniflora*.

Die gelbe Färbung des Stengels und der Blattrudimente dieses Saprophyten wird nach Johow durch gelbe Chromoplasten (Xanthoplasten?) bedingt.

1) Johow, Fr., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 16, 1885, p. 419.

227. *Menyanthes trifoliata* L.

Die jungen zusammengesetzten Blätter sind so eingerollt, dass von den drei Einzelblättchen nur bei einem seine gesamte Blattunterseite den Aussenwirkungen ausgesetzt ist, während die zwei anderen von diesem eingeschlossen und gut geschützt sind; von den inneren Blättchen sind nur kleine dreieckige Teile der Spreite belichtet (Fig. 4). Es ist interessant, dass nur die belichteten Teile des dreizähligen Blattes violett bis fast schwarz gefärbt sind. Die Blattstiele dagegen führen auch in jenen Teilen Anthocyanin, wo sie von der Scheide des nächstunteren Blattes verdeckt sind. In der Blattspreite fand ich Anthocyanin ausschliesslich in Mesophyllschichten unmittelbar unter der Epidermis der Blattunterseite. Der Blattstiel und die Blattscheide führten violetten Zellsaft in peripheren subepidermalen Zellschichten. (14. 5. 1925, Elva.)

Die Blätter, die im Sommer untersucht wurden, besaßen eine grüne Spreite. Nur der Blattrand, besonders in den Endigungen der Seitennerven erster Ordnung, war braunrot bis dunkelviolett gefärbt. Ebenso gefärbt waren die Anheftungsstellen der Einzelblättchen und die basalen Teile der Blattstiele. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass in der Blattspreite die pigmentierten Stellen sich um die Hydathoden herum befinden, wobei der violett gefärbte Zellsaft vorwiegend in Mesophyllzellen, und nur zuweilen auch in Epidermiszellen auftritt. Im Blattstiel fand ich Anthocyanin in den peripheren subepidermalen Zellschichten. (24. 5. 1925, Tooma; 18. 8. 1925, unw. Tartu.)

Dass die Blätter auch im August Anthocyanin bilden können, zeigten Exemplare mit eingeknicktem oder sonst irgendwie beschädigtem Blattstiel. Diese Blätter waren bräunlichviolett gefärbt. Sie führten Anthocyanin sowohl auf der Blattober- als auf der Unterseite, wobei die Nervatur besonders stark gefärbt war. In der Spreite fand sich Anthocyanin in den peripheren Mesophyllzellen, nur selten traten vereinzelte violette Zellsaft enthaltende

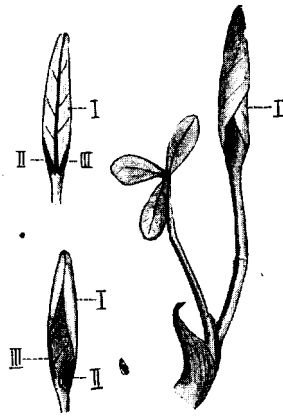


Fig. 4. *Menyanthes trifoliata*. Bei dem äussersten Blättchen (I) ist oft die ganze Aussenfläche violettfarbig, bei II und III nur die in der Figur sichtbaren Teile. $\frac{3}{4}$ nat. Grösse.

Epidermiszellen auf. (18. 8. 1925, unw. Tartu.) — Die Herbstblätter färben sich in der Regel gelblich und sind anthocyaninfrei. (10. 10. 1925, Tapa.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

Apocynaceae.

(227 a.) *Amsonia latifolia* Michx.

Diese Pflanze ist von Gertz im Botanischen Garten in Lund untersucht worden. Er fand die jungen Blätter intensiv blau gefärbt; sie führten Anthocyanin im Mesophyll. Auch die Herbstblätter wiesen eine intensive Blau- resp. Schwarzfärbung auf und enthielten Anthocyanin in den Palissadenzellen und den unteren Zellschichten des Schwammparenchym. Gertz untersuchte die Pflanzen Mitte Mai und Ende September.

• Borraginaceae.

228. *Echium vulgare* L.

Auf der Insel Kassaar beobachtete ich einen Albino dieser Pflanzenart mit schwach rosafarbigen Blüten und Staubfäden. Sowohl Kelchblätter und Blütenstiele als Stengel und Blätter erwiesen sich als rein grün gefärbt und waren vollkommen anthocyaninfrei. In der unteren Stengelhälfte waren die Blätter zum Teil vergilbt; ihre Färbung rührt von Xanthoplasten her. In allen Blattzellen ist der Zellsaft farblos. (3. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Beob. P.-Komb.: A [000]

Labiatae.

229. *Brunella vulgaris* L.

Bei überwinterten Pflanzen sind die Blätter gewöhnlich sehr dunkel bräunlichviolett bis fast schwarz gefärbt. In der Spreite findet sich violetter Zellsaft in den Epidermiszellen; nur die Schliesszellen der Spaltöffnungen führen farblosen Zellsaft. Zum Teil sind auch die Mesophyllzellen anthocyaninführend. Im Blattstiel enthalten die Epidermiszellen und die Zellen der Kollenchymstränge Anthocyanin. (15. 4. 1925, unw. Tartu.)

Bei blühenden Exemplaren führen die Blätter nur wenig Anthocyanin, jedoch ganz frei von violetter Zellsaft sind sie fast

nie. Am längsten verbleibt der Zellsaft gefärbt in den Epidermiszellen des Blattrandes und des Blattstieles. Sehr augenfällig ist die violette Färbung der Kelche; diese rührt ebenfalls von Anthocyanin in den Epidermiszellen her. (1. 8. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Während der Fruchtreife vollzieht sich die herbstliche Blattverfärbung. Es ist deutlich zu sehen, dass hierbei nicht nur keine Vergrößerung des Anthocyaningehaltes stattfindet, sondern dass, umgekehrt, das zur Blütezeit noch vorhandene Anthocyanin verschwindet. Am deutlichsten sieht man dies am Stengel und den Kelchblättern, denn bei Exemplaren mit reifen Früchten werden diese vorher anthocyaninreichen Pflanzenteile gelb. Sie enthalten Xanthoplasten (1,5—2 μ) und farblosen oder schwach rötlichen Zellsaft. — Die Laubblätter verhalten sich ebenso und sind im Herbst gelb gefärbt. Sie können zuweilen auch Anthocyanin enthalten, jedoch handelt es sich hierbei nie um Neubildung von Anthocyanin im Herbst, sondern es hat sich der violettrote Zellsaft in den entsprechenden Zellen vom Frühjahr her erhalten. In derartigen anthocyaninführenden Herbstblättern fand ich den Farbstoff in den Epidermiszellen und zum Teil auch in den peripheren Mesophyllzellen. Wie bereits erwähnt, bilden derartige Blätter aber eine Ausnahme, und die Blattspreite sowie der Blattstiel sind gewöhnlich anthocyaninfrei. (1. 8. 1925, Kassaar, Hiiumaa; 12. 9. 1925, Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

230. *Lamium album* L.

Triebe, die ich im April untersuchte, führten in den jüngsten Blättern Anthocyanin im Blattrande, besonders in der apikalen Blatthälfte. Die ca 1— $\frac{1}{2}$ cm messenden, einigermaßen horizontal gerichteten Blätter waren auf der Oberseite verhältnismässig anthocyaninreich. Bei grösseren Blättern ist gewöhnlich nur der Blattstiel rötlichbraun gefärbt, oder aber es weist auch ein schmaler Streifen am Blattrande diese Färbung auf. Sowohl in der Blattspreite als im Blattstiel enthalten violetten Zellsaft ausschliesslich die Epidermiszellen, während die Mesophyllzellen farblosen Zellsaft führen. Der Stengel kann ebenfalls rötliche Färbung aufweisen und Anthocyanin in den Epidermiszellen enthalten. (15. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Bei blühenden Exemplaren ist der Blattrand zuweilen braunrot; Anthocyanin führen die

Epidermiszellen. — In anderen Fällen waren die Pflanzen dagegen schon Mitte Mai in allen oberirdischen Teilen, ausgenommen die basalen Stengelinternodien, anthocyaninfrei. (24. 6. 1923, 16. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Herbstblätter dieser Pflanze sind in der Regel gelb gefärbt und anthocyaninfrei. Die Blatteile, in denen sich das Anthocyanin den Sommer durch erhalten hat, führen auch in den absterbenden Blättern roten Zellsaft in den Epidermiszellen. Neubildung von Anthocyanin im Herbst wurde nicht beobachtet.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]; A [(1)(1)(1)]

231. *Galeobdolon luteum* Huds.

Die Winterblätter führen reichlich Anthocyanin in den Epidermiszellen der Blattunterseite, ausgenommen die Schliesszellen der Spaltöffnungen. Besonders hoch ist die Konzentration des Farbstoffes in den Nebenzellen und den Zellen in der Umgebung der Stomata. In den Blattnerven führen, ausser Epidermiszellen, zuweilen auch subepidermale Zellen der Blattunterseite violetten Zellsaft. Der Blattstiel ist in seinen basalen Teilen besonders intensiv gefärbt. Im Blattstiel und Stengel führen violettroten Zellsaft Epidermiszellen und Zellen der Kollenchymstränge, ebenso die peripheren Parenchymzellen. Die unterirdischen Organe sind anthocyaninfrei. (7. 4. 1925, unw. Tartu.) — Im Frühling sind auch die jüngeren Blätter oft stark braunrot. Anthocyanin tritt in den Epidermiszellen auf¹⁾.

Bei blühenden Exemplaren sind die überwinterten Blätter vollständig anthocyaninfrei. Auch der Blattrand, die Nervatur und der Blattstiel führen in allen Zellen farblosen Zellsaft. Die Blätter, die ihr Wachstum erst unlängst abgeschlossen haben, sind ebenso rein grün gefärbt und frei von rotem Zellsaftpigment. Dagegen sind die basalen Stengelteile fast stets braunrot gefärbt; sie enthalten Anthocyanin in Epidermiszellen und in den Zellen der Markstrahlen. (17. 5. 1925, unw. Tartu.)

Herbstblätter beobachtete ich bei stark beschatteten Exemplaren im September, jedoch waren zu dieser Zeit bei den blühenden Trieben die 2—3 untersten Internodien bereits entblättert. Diesem blattlosen Stengelteile folgt ein solcher, der gelbe (grünlichgelbe) bis blassgrüne Blätter trägt, während die oberen Stengelteile und Blätter grün gefärbt sind. Bei Untersuchung der

1) Gertz. O., „Studier“, p. 352.

absterbenden Blätter fand ich in ihnen blass gefärbte Xanthoplasten oder auch schwach grünliche Übergangspplastiden. Der Zellsaft ist sowohl in der Spreite als im Blattstiel farblos. Die basalen Stengelinternodien haben ihren Anthocyaningehalt beibehalten. (13. 9. 1925, unw. Tartu.)

232. *Calamintha acinos* (L.) Clairv.

Nach Beobachtungen von Gertz tritt diese Art auf Öland oft permanent anthocyaninführend auf, so dass die ganze Pflanze blauschwarz erscheint. Anthocyanin findet sich ausschliesslich in den Epidermiszellen¹⁾. — Die Exemplare, die ich im Mai untersuchte, waren oft sehr stark pigmentiert, und zwar war die bläulichviolette Färbung sowohl im Blatte als im Stengel gut ausgebildet. Diese Pflanzenteile führten ausschliesslich in den Epidermiszellen violetten Zellsaft, nie im Mesophyll. Auch in den basalen Stengelteilen, die gewöhnlich besonders stark gefärbt sind, enthielten nur diese Zellen violetten Zellsaft. (15. 5. 1923, Wäschina Gora, Petserimaa.)

Bei blühenden Exemplaren mehr beschatteter Standorte waren sowohl Blätter als obere Stengelteile grün gefärbt; nur der Blattrand erwies sich zuweilen als violettrot, und im Stengel war diese Färbung bei den basalen Internodien sehr gut ausgeprägt. Sonst sind auch blühende Pflanzen bräunlichviolett gefärbt. Die pigmentierten Teile enthalten Anthocyanin ausschliesslich in den Epidermiszellen. (3. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.) — Bei Exemplaren, die Früchte gebildet hatten und bei denen die oberirdischen Organe im Absterben begriffen waren, fand ich stets rote (bis gelbrote) Herbstblätter. Die Anthocyaninbildung beginnt auch hier im grünen Blatte. Die Herbstblätter führen in den Epidermiszellen der Spreite und des Blattstieles violetten Zellsaft, der zusammen mit den Xanthoplasten des Mesophylls die rötliche Färbung bedingt. (3. 8. 1925, Kassar, Hiiumaa.)

Beob. P.-Komb.: iA [111]; A [1(1)1]

232. *Thymus serpyllum* L.

Bei überwinterten Exemplaren sind an gut belichteten, trockenen Standorten Blätter und Stengel braun- bis violettrot gefärbt²⁾. Die Blattspreite führt reichlich Anthocyanin in den Epidermiszel-

1) Gertz, O., „Studier“, p. 352.

2) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 353.

len; die Schliesszellen, ebenso das Mesophyll, enthalten farblosen Zellsaft. Im kurzen Blattstiel ist violetter Zellsaft, ausser in den Epidermiszellen, auch in den subepidermalen Parenchym- und Kollenchymzellen vorhanden. Im Stengel führen Anthocyanin die Epidermis-, peripheren Parenchym- und Kollenchymzellen. (15. 5. 1923, Irboska; 21. 6. 1924, Saaremaa; 10. 4. 1925, unv. Tartu.) — Bei blühenden Exemplaren sind die Blätter in der Regel grün gefärbt, nur die basalen Teile der Spreite, die Blattstiele und der violette Stengel führen Anthocyanin in den Epidermiszellen. (3. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.)

Im Oktober standen die Pflanzen trockener Lokalitäten bereits in gut ausgeprägter Winterfärbung: die Blätter und Stengel besaßen eine starke braun- bis violette Färbung. Zu gleicher Zeit hatten sich aus den ältesten Blättern karmin- bis violett gefärbte Herbstblätter gebildet. In den überwinterten Blättern führt die Spreite epidermal lokalisiertes Anthocyanin; das gesamte Mesophyll enthält farblosen Zellsaft und grüne bis gelbgrüne Chloroplasten, deren Grösse ca 4μ beträgt. Die roten Herbstblätter enthalten in der Spreite ebenfalls nur in den Epidermiszellen violetten Zellsaft, im Blattstiele auch in den peripheren subepidermalen Zellschichten. Grösse der Xanthoplasten ca 3μ . (10. 10. 1925, Kunda.)

Auf der Insel Kassar beobachtete ich zusammen mit den bereits beschriebenen Pflanzen stellenweise eine weissblühende Form, bei der auch die Blütenstiele, die Kelch-, Hoch- und Laubblätter und der Stengel vollständig anthocyaninfrei waren. Die jungen Blätter, die bei der violettblühenden Form reichlich Anthocyanin führten, waren hier grünlichgelb bis grünlich gefärbt und enthielten ca $2-2,5 \mu$ messende Xanthoplasten, oder auch blass gefärbte Chloroplasten; ebenso erwies sich der Blattrand bei den erwachsenen Blättern als rein grün gefärbt. — Es hatten sich bei diesen Exemplaren zum Teil auch absterbende Blätter gebildet. Diese waren ausnahmslos gelb gefärbt und führten in den Zellen $2-3 \mu$ messende Xanthoplasten. (21. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.) — Diese weissblütige Form verhält sich also wie \bar{A} [000].

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]; \bar{A} [000]

234. *Lycopus europaeus* L.

Bei den im Juni untersuchten Exemplaren fand ich die Spreite der jüngeren Blätter in der Nähe des Blattrandes violett-

bis braunrot gefärbt, besonders intensiv war diese Färbung auf der morphologischen Unterseite der Blätter. Oft ist bei diesen Blättern nur der basale, von den älteren Blättern verdeckte Teil der Spreite grünfarbig. Die jüngsten, ca 1 cm (und weniger) messenden Blätter sind von den niedrigerstehenden, mehr entwickelten Blättern verdeckt. In der Regel sind sie gelblichgrün gefärbt und anthocyaninfrei. In der Blattspreite ist violettrotter Zellsaft stets nur in den Epidermiszellen vorhanden, während die Mesophyllzellen farblosen Zellsaft führen. Die Schliesszellen der Spaltöffnungen sind anthocyaninfrei. — Der Stengel ist in den basalen Teilen gewöhnlich violettrot gefärbt. Anthocyanin enthalten hier Epidermiszellen. (8. 6. 1925, unw. Tartu.)

Blühende Exemplare, die im August untersucht wurden, erwiesen sich als fast rein grün gefärbt, und nur die unteren Stengelinternodien und zum Teil auch die apikalen Stengelteile waren mehr oder minder stark violettrot. Anthocyanin enthielten im Stengel ausschliesslich Epidermiszellen. Da, wo die jungen Blätter noch Spuren von Anthocyanin aufwiesen, war der Farbstoff ebenfalls epidermal lokalisiert; in der Regel waren jedoch die Blätter auch am Blattrande, an der Blattspitze etc. vollkommen anthocyaninfrei. (18. 8. 1925, unw. Tartu.)

Die Blätter von *L. europaeus* bilden im Herbst reichlich Anthocyanin. Dieser Prozess beginnt in den unteren Stengelblättern bereits zu einer Zeit, wo diese noch viel Chlorophyll enthalten. Allmählich verfärben sich auch die höherstehenden Blätter. Da gleichzeitig Chlorophyllabbau stattfindet, so entstehen prachtvoll karmin- bis violettrot gefärbte Blätter, ja ganze Pflanzen können so gefärbt sein. In der Spreite derartiger Blätter fand ich Anthocyanin in den Epidermiszellen der Blattoberseite, während die untere Epidermis öfters farblosen Zellsaft führt. Die Konzentration des Farbstoffes ist jedoch auch in der oberen Epidermis viel geringer, als in den peripheren Zellschichten des Mesophylls. Diese Zellen enthalten ausser gelben Xanthoplasten (ca 3—4 μ) noch gelbe, Xanthokarotinoide enthaltende Öltropfen. Der Stengel wie auch die Blattstiele sind violettrot gefärbt und führen Anthocyanin in den Epidermiszellen und den Zellen der peripheren Parenchymschichten. (8. 9. 1925, unw. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

235. *Mentha arvensis* L.

Bei jungen Pflanzen, die im Juni untersucht wurden, wiesen die Blätter sehr oft auf beiden Seiten intensive Violettfärbung auf; zuweilen erschien die Blattoberseite fast schwarz. Auch die Blattstiele und die basalen Stengelinternodien waren stark violett. In der Spreite fand ich Anthocyanin in den Epidermiszellen; zum Teil führten violetten Zellsaft auch Mesophyllzellen am Blattrande. Der Blattstiel enthielt Anthocyanin nur in Epidermiszellen. Im Stengel führten violetten Zellsaft die Epidermiszellen und die peripheren Parenchymschichten. (1. 6. 1925, Mustoja, Petserimaa.)

Im Sommer sind die Blätter gewöhnlich rein grün gefärbt. Nur die allerjüngsten, zum Teil auch die Blattstiele der ausgewachsenen Blätter und der Stengel, sind nicht selten violettfarbig. Diese Pflanzenteile enthalten violetten Zellsaft in derselben Lokalisation, wie im Frühjahr. (20. 9. 1925, unweit Tartu.) — Im Herbst beobachtet man auffällige Verminderung des Anthocyanin-gehalts der Pflanze. Besonders deutlich ist dies beim Blumenkelch zu sehen. Dieser ist während der Blütezeit stark violettfarbig, wird aber nachher immer mehr gelblich und kann bei Pflanzen mit schon vergilbten Blättern ganz anthocyaninfrei sein. Auch in den Blättern dürfte der Anthocyaningehalt sich ebenfalls verringern; da jedoch der Chlorophyllabbau verhältnismässig schnell verläuft, so entstehen nicht selten gelbe Blätter, die noch etwas Anthocyanin enthalten. Solche Herbstblätter bilden sich gewöhnlich aus Blättern, die ihre Entwicklung nicht abschliessen konnten und deren Fläche nur $\frac{1}{3}$ oder $\frac{1}{2}$ der normalen Blattgrösse beträgt. Der Stengel ist in seinen mittleren Teilen gelb gefärbt; nur die apikalen und basalen Stengelteile sind violettfarbig. Da, wo sich im Blatte, Blattstiel oder Stengel Anthocyanin vorfand, war es stets epidermal lokalisiert¹⁾. (7. 10. 1925, unw. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

Solanaceae.

236. *Solanum lycopersicum* L.

Die jungen Blätter dieser Pflanze sind nicht besonders anthocyaninreich, jedoch findet man bei genauerer Betrachtung, dass

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 354.

die gut belichtete Blattunterseite etwas bläulichviolett (stellenweise fast schwarz) erscheint. Anthocyanin befindet sich hier gelöst im Zellsaft der 2—3 subepidermalen Schichten des Schwammparenchyms; die Palissaden- und Epidermiszellen führen farblosen Zellsaft. (29. 6. 1923, Hort. Bot. Tartu.)

Diese Pflanze ist im Sommer rein grün gefärbt und, soviel ich sehen konnte, in den oberirdischen vegetativen Organen stets anthocyaninfrei. — Die Herbstblätter besitzen rein gelbe Färbung und führen nur Xanthokarotinoide. In Tartu verfallen gewöhnlich noch grüne Blätter den ersten Herbstfrösten.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

237. *Physochlaena physaloides* G. Don.

Diese Pflanze beobachtete ich auf den Südabhängen bei Tschemal (Nord-Altai), wo sie besonders die Randpartien der Schutthalden — „Kurum“ — bewohnt. — Die jungen Blätter dieser Pflanze sind eigenartig dunkelbraunviolett bis fast schwarz gefärbt. Da bei diesen Blättern die morphologische Unterseite anfangs gut belichtet ist, so führen hier die peripheren Mesophyllzellen reichlich Anthocyanin. Die Epidermiszellen enthalten farblosen Zellsaft. In den Palissadenzellen ist der Zellsaft oft violett, jedoch ist hier die Konzentration des Farbstoffes in der Regel geringer, als in den Zellen des Schwammparenchyms. (20. 4. 1921, Tschemal.) — Im Sommer sind die Blätter anthocyaninfrei. — Die Herbstblätter sind gelb. Anthocyanin enthalten sie nicht. (August 1921, Tschemal.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)0]

Scrophulariaceae.

238. *Linaria vulgaris* Mill.

Bei jungen, ca 5—10 cm langen Trieben waren Blätter und Stengel oft stark bräunlichviolettrot gefärbt. In der Blattspreite sind die anthocyaninführenden Zellen eigenartig lokalisiert: es ist nämlich die erste subepidermale Mesophyllschicht, die den violetten Zellsaft führt, während die Mesophyllschichten innerhalb des Anthocyaninmantels farblosen Zellsaft enthalten. Die Epidermiszellen sind stets anthocyaninfrei. Im Stengel sind die Epidermiszellen ebenfalls farblos, die erste subepidermale Zellschicht ist besonders anthocyaninreich, doch auch tieferliegende Paren-

chymzellen können Anthocyanin enthalten. (1. 6. 1925, Mustoja, Petserimaa.)

Die auf trockenem Sandboden gewachsenen Individuen, die ich im Juli untersuchte, hatten zum Teil die Frühlingsfärbung beibehalten, grösstenteils waren sie jedoch rein grün gefärbt oder führten nur wenig Anthocyanin. Auch hier sind die Epidermiszellen im Stengel und im Blatte anthocyaninfrei; der subepidermale Anthocyaninmantel ist im Blatte oft 2—3 Zellschichten stark. Die Chloroplasten der anthocyaninreichen Exemplare weisen gewöhnlich eine mehr gelbgrüne Färbung auf; ihre Grösse beträgt ca 3 μ , während die grünen Blätter Chloroplasten führen, deren Durchmesser ungefähr doppelt so gross ist. (11. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.) — Die Herbstblätter sind in der Regel gelb gefärbt, jedoch da, wo das Anthocyanin vom Sommer her erhalten geblieben ist, bilden sich auch rote absterbende Blätter. Die Herbstblätter habe ich nicht näher untersucht.

L. vulgaris tritt oft als A [1(1)(1)] auf; auf besonders sterilem Boden ist die Pflanze permanent anthocyaninführend: iA [111].

(238 a.) *Pentastemon cobaea* Nutt.

(238 b.) *Pentastemon gentianoides* Poir.

Bei diesen Arten beobachtete Gertz¹⁾ im Botanischen Garten in Lund reichliche Anthocyaninbildung in Frühlings- und Herbstblättern. In beiden Fällen fand der genannte Autor Anthocyanin ausschliesslich in den Epidermiszellen.

239. *Veronica chamaedrys* L.

Bei überwinterten Exemplaren sind die Blätter und der Stengel oft intensiv braun- bis violettrot gefärbt, was durch den violettroten Zellsaft der Epidermiszellen verursacht wird. Die subepidermalen Schichten enthalten nur in einzelnen Fällen Anthocyanin. (7. 4. 1925, Tooma; 15. 4. 1925, unv. Tartu.) — Bei den blühenden Exemplaren waren die oberen Stengelteile und ebenso die basalen Internodien violett- bis braunrot. Das Anthocyanin befand sich hier in den Epidermiszellen und zum Teil auch in peripheren subepidermalen Zellschichten. Die Blätter, die ihr Wachstum abgeschlossen hatten, fand ich in allen Teilen anthocyaninfrei. (24. 5. 1925.)

1) Gertz, O., „Studier“, p. 360.

An trockenen, gut belichteten Standorten fand ich Mitte Juli *Veronica chamaedrys*-Pflanzen, die nicht nur [in den basalen Stengelinternodien, sondern auch in Blättern reichlich Anthocyanin enthielten. In den Blattspreiten, die zum Teil zurückgerollt waren, so dass die Blattunterseite gut belichtet war, fand ich violettroten Zellsaft ausschliesslich in den Epidermiszellen. Der Stengel dagegen führte Anthocyanin ausser in den Epidermiszellen auch in peripheren Kollenchym- und Parenchymzellen. (13. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.) — Wie die Blätter sich beim Absterben verhalten, habe ich nicht gesehen.

240. *Veronica scutellata* L.

Exemplare, die ich im Juni untersuchte, waren grösstenteils grün gefärbt. Nur die jüngeren Blätter enthielten mehr oder minder reichlich Anthocyanin, auch waren die ältesten Blätter rötlichviolett gefärbt. In den Blättern befindet sich das Anthocyanin in den Epidermiszellen; die Mesophyllzellen führen farblosen Zellsaft. Der Stengel enthält beträchtliche Anthocyaninmengen in den Epidermiszellen und in den peripheren subepidermalen Zellschichten. (23. 6. 1924, Saaremaa; 7. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.) — Im Herbst werden die vorher grünen Blätter rötlich. Die absterbenden Blätter führen violettroten Zellsaft in den Epidermiszellen, die Mesophyllzellen sind anthocyaninfrei und enthalten gelbe, ca 2,5—3 μ messende Xanthoplasten. (20. 8. 1925, unw. Tartu.)

241. *Pedicularis palustris* L.

Die überwinterten Exemplare sind sehr intensiv braun- bis violettrot gefärbt. Nur da, wo die Blätter durch Nachbarpflanzen verdeckt sind, sind sie rein grün. Am intensivsten ist die Violett-färbung in den apikalen Blattabschnitten. Die allerjüngsten Blätter, die von anderen verdeckt sind, fand ich grün gefärbt und anthocyaninfrei. Der Stengel trägt in seinen unteren Teilen spreitenlose Niederblätter; diese sind violettrot gefärbt und führen Anthocyanin, ebenso wie die Laubblätter und der Stengel, ausschliesslich in den Epidermiszellen. Die Schliesszellen der Spaltöffnungen enthalten farblosen Zellsaft. (26. 5. 1923, Pühajärv; 5. 5. 1925, unw. Tartu.) — Bei blühenden Exemplaren, die ich im Juni untersuchte, fand ich die Niederblätter und die untersten Laubblätter rein grün bis gelblichgrün, die oberen Stengelblätter aber und den Stengel violettrot gefärbt. Im Blatte und

im Stengel ist Anthocyanin nur in Epidermiszellen vorhanden. Die Schliesszellen der Spaltöffnungen führen farblosen Zellsaft. (10. 6. 1924, Saaremaa; 10. 6. 1925, unw. Tartu.) — Exemplare mit gereiften Früchten enthalten viel weniger Anthocyanin, als die blühenden. Besonders deutlich ist das aus der Färbung der Stengel zu ersehen, denn während diese bei blühenden Pflanzen violettrot gefärbt sind, weisen sie bei fruktifizierenden Exemplaren eine bräunlichrote bis gelbliche Färbung auf. Auch in den Blättern vermindert sich der Anthocyaningehalt stark; immerhin bleibt in einigen Blättern die Frühlingsfärbung erhalten, und so entstehen rötliche Herbstblätter, in der Regel sind diese aber gelb gefärbt. Die gelben Blätter führen winzige, ca 2—3 μ messende Xanthoplasten, zum Teil auch blassgrüne Chloroplasten. Auch im Herbstblatt tritt das Anthocyanin, falls es vorhanden ist, stets nur in den Epidermiszellen auf. (20. 8. 1925, unw. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A[1(1)(1)]

242. *Melampyrum pratense* L.

Junge Keimpflanzen, die ausser den Kotyledonen auch die ersten Laubblätter trugen, waren in allen Teilen dunkelbraunrot bis violett gefärbt. Sowohl Hypokotyl wie Keim- und Laubblätter führen violettroten Zellsaft in den Epidermiszellen, während die Mesophyllzellen farblosen Zellsaft enthalten. Die Schliesszellen der Spaltöffnungen sind anthocyaninfrei. (27. 4. 1925, unw. Tartu.) — Bei Exemplaren, die im Blühen begriffen waren, fand ich die Laubblätter grösstenteils rein grün gefärbt und in der Spreite anthocyaninfrei. Der Stengel war in den basalen Teilen braunrot gefärbt; er führte Anthocyanin nur in den Epidermiszellen. (13. 6. 1924, Tiirimets, Saaremaa; 24. 6. 1924, Tagamõis, Saaremaa; 8. 6. 1925, Tartu.) — Im September vergilben die Pflanzen. Da, wo sich die rötliche Frühlingsfärbung erhalten hat, entstehen anthocyaninführende absterbende Blätter; gewöhnlich aber sind die Blätter rein gelb gefärbt. In den rötlichen Herbstblättern findet sich violettroter Zellsaft ausschliesslich in Epidermiszellen. (Sept. 1925, unw. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

243. *Melampyrum silvaticum* L.

Diese Pflanze untersuchte ich Anfang Juli auf einer Gehölzwiese auf der Insel Kassaar. Grösstenteils waren die Exemplare

rein grün gefärbt und vollständig anthocyaninfrei. Pflanzen gut belichteter Standorte dagegen enthielten in den apikalen Blatteilen Anthocyanin, und zwar stets nur in den Epidermiszellen. Der Stengel führte bei diesen Pflanzen ebenfalls Anthocyanin. Violetten Zellsaft enthalten Epidermiszellen und periphere subepidermale Zellschichten. (3. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.) — Die absterbenden Pflanzen sind gelb gefärbt. Jedoch fanden sich nicht selten Exemplare, bei denen sich das Anthocyanin vom Frühling her erhalten hatte und die bräunlich bis rötlich gefärbt waren. In den Blättern und Stengeln derartiger Pflanzen tritt violetter Zellsaft in derselben Lokalisation auf, wie bei den im Juli untersuchten Exemplaren. (30. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

Orobanchaceae.

244. *Orobanche hederæ* Duby.

Diese Art habe ich im Kalthaus im Botanischen Garten zu Tartu beobachtet. Schon ganz junge Pflanzen führen reichlich Anthocyanin, so dass das gesamte oberirdische System blauviolett erscheint. Diese Färbung wird bis zur Fruchtreife und dem darauf folgenden Absterben der Triebe beibehalten. Sowohl der Stengel als die Blattrudimente, die Brakteen und die Karpellen sind sehr anthocyaninreich. Der Stengel führt violetten Zellsaft in den Epidermiszellen; nur die Schliesszellen der stets offenen Spaltöffnungen führen farblosen Zellsaft. Auch einige Zellschichten der primären Rinde enthalten reichlich Anthocyanin. Ebenso fand ich die mehrzelligen Drüsenhaare des Stengels anthocyaninführend. Alle diese Zellen enthalten ausser Anthocyanin noch gelbe Chromatophore, die, nach der Farbe zu urteilen, Xanthoplasten sein dürften; ihre Grösse beträgt ca 1—1,5 μ . Besonders reichlich treten sie in dem knollig erweiterten basalen Stengelteil auf, weshalb hier ein Querschnitt gelblich erscheint. Die Blattrudimente und die Brakteen führen violettfarbigen Zellsaft in Epidermiszellen, besonders reichlich auf ihrer morphologischen Unterseite. Auch tieferliegende periphere Zellschichten können hier violetten Zellsaft enthalten. Die Schliesszellen der Spaltöffnungen sind auch in diesen Organen anthocyaninfrei. (2. 9. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Beob. P.-Komb: h A [111]

Lentibulariaceae.

245. *Pinguicula vulgaris* L.

Die überwinternden Rosetten sind zwiebelähnliche Bildungen, die aus fleischigen, fast vertikal gerichteten, grünlichgelben Blättern bestehen. Diese Blätter sind gewöhnlich nicht besonders pigmentreich, nur findet man die apikalen Teile fast stets braunrot gefärbt, besonders auf der morphologischen Unterseite. Anthocyanin findet sich hier in den Epidermiszellen. (14. 4. 1925, Voldi.) — Bei blühenden Exemplaren sind die Blätter gelblichgrün gefärbt. Alle Blatteile erweisen sich als völlig anthocyaninfrei. (17. 5. 1925, Voldi.) Die auf lehmigen Triften auf der Insel Kassaar untersuchten Exemplare waren viel anthocyaninreicher, denn auch bei blühenden Exemplaren fand ich die Blätter nicht selten anthocyaninführend. Der violette Farbstoff trat öfter auf der Blattunterseite als auf der Oberseite auf und fand sich stets nur im Zellsafte der Epidermiszellen. Bei vielen Exemplaren waren bereits Anfang Juli fast reife Früchte vorhanden. Gleichzeitig hatten die Rosettblätter dieser Exemplare die herbstliche Gelbfärbung angenommen. Nur Blätter, die im grünen Zustande Anthocyanin enthielten, führten auch in den Herbstblättern mehr oder minder reichlich Anthocyanin in den Epidermiszellen, während die Mesophyllzellen farblosen Zellsaft und gelbe, ca 3 μ messende Xanthoplasten aufwiesen. (7. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.) — Gleichzeitig haben die überwinternden zwiebelähnlichen Rosetten ihre diesjährige Entwicklung fast abgeschlossen. Sie befinden sich in der Mitte der absterbenden Rosetten, wobei die vergilbten Blätter derselben ihre basalen Teile noch verdecken. Die apikalen Teile der jungen Rosettblätter führen bereits Anthocyanin in den Epidermiszellen. (11. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

Plantaginaceae.

246. *Plantago maritima* L.

Die jungen, ca 1—2 cm langen Blätter sind gewöhnlich auf beiden Seiten rot bis violett gefärbt; auf der Blattoberseite ist die Färbung dunkler und mehr braunrot. Die Epidermiszellen der Blattunterseite führen Anthocyanin, nur die Schliesszellen der sehr zahlreichen Spaltöffnungen enthalten farblosen Zellsaft. Die Blattoberseite ist bei grösseren Blättern mit eigenartigen dunklen

Querstreifen bedeckt; deren Länge kann der Blattbreite gleichkommen, gewöhnlich ist sie aber geringer, während die Breite 1—2 mm beträgt. Sie treten ziemlich unregelmässig auf: stellenweise bedecken sie die Blattoberseite mit dicht gelegenen welligen Bändern und Linien, stellenweise sind ziemlich breite Lücken vorhanden. Diese Querbänder sind besonders anthocyaninreich, jedoch auch in ihnen führen ausschliesslich die Epidermiszellen (nicht die Mesophyllzellen) den violetten Zellsaft. Der Blüten-schaft, die Brakteen und Kelchblätter führen Anthocyanin ebenfalls nur in den Epidermiszellen. (7. 7. 1925, Kallaste, Muhu.) — Bei blühenden Exemplaren enthalten die Blätter nur noch in den tieferliegenden Querbändern Anthocyanin, oder aber sie sind gänzlich anthocyaninfrei. (5. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.) — Am längsten hält sich die Rotfärbung in den apikalen und in den basalen Blatteilen, die den violettroten Zellsaft ebenfalls nur in den Epidermiszellen führen. (22. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Im Herbst werden die Blätter gewöhnlich wieder rötlich. Die Anthocyaninbildung beginnt im grünen Blatte. Gleichzeitig mit der Vermehrung des Anthocyaningehaltes findet Chlorophyllabbau statt, und so entstehen zuletzt Herbstblätter, die auf der Blattoberseite rötlich gefärbt sind, deren Unterseite aber gewöhnlich gelb ist. Nur die Epidermiszellen, mit Ausnahme der Schliesszellen, führen violettroten Zellsaft. Die Mesophyllzellen enthalten gelbe Xanthoplasten, deren Grösse ca 1,5—2 μ beträgt. Gewöhnlich sind an einer Pflanze die 2—3 untersten Blätter rötlich gefärbt, während die jüngeren Blätter ausser Anthocyanin auch reichlich Chlorophyll enthalten. (11. 10. 1925, Kunda.)

Von *P. maritima* beobachtete ich eine Form, die auch in jungen Blättern (4 cm lang) keine Spur von Anthocyanin enthielt und deshalb gelbgrün gefärbt war. Bei grösseren Exemplaren dieser Form, die bereits Blüten trugen, waren auch der Blüten-schaft, die Kelchblätter und die absterbenden Blätter anthocyaninfrei. (13. 6. 1924, Eeriksaar, Saaremaa.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]; iA [111]; \bar{A} [000]

(246 a.) *Plantago tenuiflora* W. Kit.

Wie aus den Angaben von Gertz¹⁾ zu ersehen ist, tritt diese Pflanze auf Öland oft als iA [111] auf. Die Blätter enthalten Anthocyanin in den Epidermiszellen.

1) Gertz, O., „Studier“, p. 332.

Rubiaceae.

247. *Galium boreale* L.

Die jungen Blätter, die anfangs vertikal nach oben gerichtet sind und dem Stengel anliegen, zeigen auf ihrer Unterseite eine gut ausgeprägte braunrote bis violette Färbung. Anthocyanin findet sich hier sowohl in den Epidermiszellen als in den peripheren subepidermalen Zellen. Im Stengel dagegen sind die Epidermiszellen farblos; violetten Zellsaft führen die Zellen der ersten subepidermalen Parenchymschicht. (Mai 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Bei Pflanzen mit gut entwickelten Blütenknospen fand ich die Blattspreite fast anthocyaninfrei; nur die Blattspitze und der Blattgrund führten etwas Anthocyanin in den Epidermiszellen. Der Stengel ist in den Stengelknoten und in den apikalen und basalen Teilen der Internodien mehr oder minder intensiv rotfarbig. Die basalen Internodien sind oft in ihrer gesamten Länge violettrot gefärbt. Im Stengel sind die Epidermis- und Kollenchymzellen gewöhnlich farblos, die peripheren Parenchymschichten der primären Rinde führen Anthocyanin, jedoch können bei stark geröteten Stengeln auch die erstgenannten Gewebe roten Zellsaft enthalten. (8. 6. 1925, unw. Tartu; 19. 6. 1925, Vägeva.)

Mechanische Stengelverletzung kann bei den blühenden Exemplaren eine intensive Anthocyaninbildung hervorrufen, so dass oft ganze Pflanzen schön karmin- bis violettrot erscheinen. Die roten Blätter führen Anthocyanin kontinuierlich und in hoher Konzentration in den Epidermiszellen der Blattober- und Unterseite; nur die Schliesszellen enthalten farblosen Zellsaft. Von den Mesophyllzellen führen die Palissaden- und die untersten Schwammparenchymzellen reichlich Anthocyanin. (3. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Die Herbstblätter habe ich nicht untersucht. Auf Alvartriften der Insel Kassaar tritt *G. boreale* oft als iA [111] auf.

Caprifoliaceae.

248. *Sambucus racemosa* L.

Die Knospenschuppen sind im Winter schön rötlichviolett gefärbt, und zwar ist diese Färbung auf ihrer Aussenseite (morphol. Unterseite) besonders deutlich. Immerhin ist auch die

morphologische Oberseite rötlich, ebenso die verdeckten Teile der Aussenseite der Knospenschuppen. Die Epidermiszellen sind in den Knospenschuppen farblos; Anthocyanin führen die peripheren subepidermalen Zellschichten, die das zentrale farblose Gewebe der Niederblätter umgeben. Den Knospenschuppen folgen Übergangsblätter mit rudimentärer Spreite. Diese führen in der Lamina violetten Zellsaft in den Epidermiszellen und den peripheren Mesophyllzellen. (20. 2. 1925, 24. 3. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Mitte April sind die Knospenschuppen bei geöffneten Knospen zum Teil schwächer gefärbt als im Winter. Auch ist ihr apikaler Teil abgestorben, und nämlich so, dass das tote Gewebe einen scharfen Keil bildet, dessen Spitze der Blattbasis zugewendet ist. Die basalen Teile der Knospenschuppen sind grünlich gefärbt, die apikalen violettroten enthalten Anthocyanin in peripheren subepidermalen Zellschichten. (15. 4. 1925, 24. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospenschuppen lösen sich bei Berührung ab, grösstenteils sind sie bereits abgefallen. Ihr basaler Teil ist gelblich bis gelblichgrün gefärbt, der apikale aber intensiv violettrot. Auch die Übergangsblätter haben eine Trennungsschicht gebildet. Sie sind ebenfalls rötlich gefärbt und enthalten Anthocyanin in subepidermalen Zellschichten. (12. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Die Knospenschuppen verhalten sich also wie A [111].

Die jungen Blätter sind bei *S. racemosa* sehr anthocyaninreich und erscheinen braunrot bis violettfarbig. Die Grösse der Einzelblättchen des zusammengesetzten Blattes beträgt bei den untersuchten Blättern ca 2 cm : 0,5—1 cm. Was die Lokalisation des violetten Zellsaftes betrifft, so sind die Epidermiszellen besonders pigmentreich; subepidermale Zellen führen Anthocyanin nur in der Blattnervatur. Die jungen Schliesszellen führen oft ebenfalls Anthocyanin. Der Blattstiel ist besonders auf seiner Oberseite violettfarbig und führt Anthocyanin in den Epidermiszellen und den subepidermalen Kollenchymzellen. — Die jüngsten Blätter, die von diesen anthocyaninführenden Blättern verdeckt sind, enthalten in ihren Zellen farblosen Zellsaft und erscheinen deshalb rein grün gefärbt. (15. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Bei Blättern, deren Gesamtlänge ca 7 cm betrug, fand ich dieselbe Anthocyaninlokalisierung. (24. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Obwohl die Blätter noch viel Anthocyanin enthalten, ist die Grünfärbung sichtbar deutlicher geworden. In jedem Einzelblättchen

wird zuerst der apikale Teil grün, ebenso die Teile der Spreite zu beiden Seiten vom Mittelnerv. (29. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Ungefähr einen Monat später sind die jungen Blätter immer noch sehr anthocyaninreich. Ihre Spreite führt violetten Zellsaft in derselben Lokalisation, wie die oben beschriebenen Laubblätter. — Bei den Blättern, deren Einzelblättchen ca 10—15 cm messen, sind diese letzteren rein grün gefärbt; nur der kurze Stiel der Teilblättchen, die Rhachis und der Blattstiel sind, besonders auf ihrer Oberseite, violettfarbig. In allen diesen Blatteilen sind die peripheren subepidermalen Zellschichten anthocyaninführend, oft auch die Epidermiszellen. (22. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Die Herbstblätter sind nach Treviranus¹⁾ stets gelb gefärbt und anthocyaninfrei. — In Tartu beobachtete ich in den Jahren 1923—1925 regelmässig das Abwerfen von noch grünen Blättern. Anders gefärbte Herbstblätter traten nicht auf. Die abgefallenen Blätter unterschieden sich von den im Sommer untersuchten nur dadurch, dass sie oft weniger Chlorophyll enthielten. Anthocyanin führten sie nur wenig; die Lokalisation des roten Pigments war wie die in den Sommerblättern. (21. 10. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Dass die grünen Herbstblätter Anthocyanin bilden können, zeigten Versuche: in den auf Zuckerlösungen gehaltenen Blattfragmenten entstand auch im September reichlich Anthocyanin.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

(248 a.) *Viburnum lantana* L.

Nach Gertz bildet sich im Frühling in den jungen Blättern reichlich Anthocyanin in den Palissaden- und Schwammparenchymzellen, nicht aber in der Epidermis. Die Herbstblätter sind nach Wiesner's Angaben rot gefärbt. Rote Herbstblätter, die Gertz untersuchte, führten Anthocyanin in Palissadenzellen.

P.-Komb.: A [1(1)1]

249. *Viburnum opulus* L.

Die Knospen sind im Winter von besonderen Knospenkappen, deren jede zwei verwachsenen Niederblättern gleichkommt, bedeckt. Diese Knospenkappe ist braunrot bis rot gefärbt und führt Anthocyanin in der ersten Zellage unter der äusseren Epidermis.

1) Treviranus, Bot. Ztg., 1860, 231.

Tieferliegendes Innengewebe führt Anthocyanin besonders in der Nervatur. Die Epidermiszellen sind anthocyaninfrei. (20. 2. 1925, 24. 3. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Im Frühjahr werden die Knospenkappen an der Spitze gesprengt, jedoch erhalten sie sich noch lange. Allmählich wird ihre Färbung schwächer, sie werden grünlichgelb und zuletzt gelblich. Zu dieser Zeit fand ich sie stets vollständig anthocyaninfrei, sie vertrocknen ohne vorher das rote Zellsaftpigment auszubilden. (22. 5. 1925, Hort. Bot. Tartu.)

Die jungen Laubblätter¹⁾ sind, solange sie die Knospenkappe umhüllt, grün gefärbt und anthocyaninfrei. (24. 3. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Einige cm lange Blätter besitzen eine gefaltete Spreite, die besonders auf der morphologischen Unterseite reichlich Anthocyanin führt; am intensivsten ist die Nervatur und der Blattrand gefärbt. Der karminrote Zellsaft befindet sich ausschliesslich in den peripheren Zellschichten des Mesophylls; die Epidermiszellen führen farblosen Zellsaft. (24. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Als ich die Blätter im Mai untersuchte, fand ich in der stark braunroten Blattspreite dieselbe Anthocyaninlokalisation. Ausserdem hatte auch der Blattstiel auf seiner Oberseite eine intensive rötliche Färbung angenommen. Die Epidermis erwies sich in allen Blatteilen als anthocyaninfrei; die peripheren subepidermalen Zellschichten, insbesondere die ersten, führen reichlich Anthocyanin. Auch die Parenchymzellen in der Umgebung der Leitstränge enthalten beträchtliche Anthocyaninmengen. (18. 5. 1923, 10. 9. 1925, unw. Tartu.) — Die Blätter, die ihr Wachstum fast abgeschlossen und bereits eine mehr horizontale Lage eingenommen haben, führen reichlich Anthocyanin auf der Blattoberseite, während die Unterseite oft grün ist. Die Lokalisation des karminroten Zellsaftes ist subepidermal. Auch im Blattstiel ist die Epidermis farblos. (8. 6. 1923, unw. Petseri; 5. 6. 1924, Hellama, Muhu.) — Im Sommer sind die Blätter grün gefärbt und in der Spreite anthocyaninfrei, nur der Blattrand ist oft braunrot und führt roten Zellsaft in Mesophyllzellen. Der Blattstiel enthält in der Regel Anthocyanin, und zwar in subepidermaler Lokalisation.

Die Herbstfärbung ist bei *V. opulus* sehr schön ausgeprägt, die Blätter werden prachtvoll rot, karminrot, ja zuweilen fast violettrot. Es ist deutlich zu sehen, dass zuerst die ältesten Blätter

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 388.

die Rotfärbung annehmen, und dass sich allmählich auch höherstehende grüne Blätter zuerst bräunlich, dann aber rot färben. Gleichzeitig mit der Anthocyaninbildung, die im Blatte zentripetal verläuft, findet Chlorophyllabbau statt, und so bilden sich Herbstblätter, die karminroten Zellsaft und gelbe Xanthoplasten führen. Anthocyanin ist besonders reichlich in den Palissadenzellen vorhanden; die Epidermis ist farblos. (20. 8. 1925, unw. Tartu.) — Der Blattstiel der Herbstblätter führt Anthocyanin in peripheren subepidermalen Zellschichten und in der Umgebung von Leitsträngen; die Epidermiszellen sind farblos. (8. 9. 1925, unw. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

250. *Lonicera coerulea* L.

Die Knospenschuppen sind grösstenteils abgestorben. Da, wo das Gewebe noch turgeszent ist, enthält es oft, besonders auf der Aussenseite der Schuppen, Anthocyanin. Den violettroten Zellsaft führen die Zellen des Innengewebes. Die Epidermiszellen sind anthocyaninfrei. (22. 5. 1925.) — Die Knospenschuppen der im Sommer gebildeten Knospen sterben noch während derselben Vegetationsperiode grösstenteils ab; als ich sie im Spätherbst untersuchte, waren sie vertrocknet und führten in den peripheren Zellschichten bräunlichen Inhalt. (10. 10. 1925, Tapa.)

Die jungen Blätter sind in den gut belichteten Teilen dunkelbraunrot gefärbt. Gewöhnlich ist diese Färbung auf ihrer morphologischen Unterseite besonders deutlich. Die Blätter führen reichlich Anthocyanin in 1—2 peripheren subepidermalen Zellschichten. Die stärkere Nervatur erscheint schon bei makroskopischer Betrachtung rot gefärbt; die feineren Verzweigungen dagegen sind farblos. Der basale Teil der Blattspreite, ebenso der Blattstiel, sind von den niedriger stehenden Blättern und Knospenschuppen umhüllt und erwiesen sich in der Regel als anthocyaninfrei. (27. 4. 1925, Hort. Bot. Tartu.) — Im Sommer sind die Blätter grün gefärbt. Näher untersucht habe ich sie nicht. Die Herbstblätter sind gelb; die Spreite fand ich stets anthocyaninfrei. In den Zellen des Mesophylls waren intensiv gelbe Xanthoplasten zu sehen, deren Grösse ca 2,5 μ betrug. Der Blattstiel dagegen führt Anthocyanin sowohl in dem am Zweige verbleibenden Teile, als in dem Teil oberhalb der Abtrennungsschicht. Die Epidermiszellen fand ich in allen Fällen farblos; die peripheren subepidermalen Zellen führten violettroten Zellsaft. (10. 10. 1925, Tapa.)

251. *Lonicera hispidula* Pall.

Diese Pflanze beobachtete ich Ende September oberhalb der Waldgrenze bei Kara-Kol (Tschernal, Nord-Altai) mit sehr intensiv rot gefärbten Herbstblättern. Die Pigmentlokalisation ist mir unbekannt. (21. 9. 1921.) — Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese *Lonicera*-Art sich wie A [1(1)1] verhält.

252. *Lonicera xylosteum* L.

Die jungen Blätter führen reichlich Anthocyanin in den untersten Zellschichten des Mesophylls, die Epidermiszellen sind farblos. (15. 5. 1923.) — Die Herbstblätter sind in der Regel gelb gefärbt¹⁾, zuweilen bildet sich aber noch in grünen Blättern violettfarbiger Zellsaft, wobei die Blätter sehr dunkel violett, fast schwarz werden. Aus derartigen Blättern gehen später anthocyaninführende Herbstblätter hervor. Auch bei gelben Herbstblättern ist der Blattstiel violettrot gefärbt. Die Spreite dieser Blätter führt farblosen Zellsaft, die Mesophyllzellen enthalten ca 1,5—2 μ messende Xanthoplasten. Im Blattstiel tritt violetter Zellsaft sowohl in den Epidermiszellen als in den peripheren Parenchym- und Kollenchymschichten auf. In den ausnahmsweise auftretenden violetten Blattspreiten befindet sich das Anthocyanin in den peripheren Zellschichten des Mesophylls auf den beiden Blattseiten²⁾.

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

Adoxaceae.

253. *Adoxa moschatellina* L.

Dieser Pflanze geht nach Gertz³⁾ das Vermögen ab, Anthocyanin zu bilden. Die bräunliche bis braunrote Färbung, die man beim Stengel beobachten kann, rührt von Chromoplasten her. Die Exemplare, die ich im Botanischen Garten zu Tartu untersuchte, fand ich stets anthocyaninfrei. Auch konnte ich sowohl bei jungen Frühlingsblättern als bei Herbstblättern in der Spreite nur Chloroplasten und Xanthoplasten nachweisen.

P.-Komb.: C [000]

1) Vergl. auch Wiesner, J., 1871, p. 480.

2) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 389.

3) Gertz, O., Om anthocyan hos alp. växter, I, p. 160.

Cucurbitaceae.

Cucurbita-, *Cucumis*-, *Bryonia*-Arten fand Gertz¹⁾ anthocyaninfrei. Es ist auch nicht bekannt, dass diese Pflanzen vegetative Chromoplasten bilden könnten. Wahrscheinlich tritt bei den Cucurbitaceen oft die Pigmentkombination [000] auf.

Dipsacaceae.

254. *Succisa pratensis* Moench.

Die überwinternden Rosetten erhalten im Herbst eine intensive braunviolette, fast schwarze Färbung, die den Winter durch beibehalten wird und im Frühling sich noch ziemlich lange erhält. Die Blätter und Blattstiele sind besonders stark auf der morphologischen Oberseite pigmentiert. Der basale Teil des Blattstieles ist der Lichtwirkung entzogen, weshalb sich hier kein Anthocyanin bildet. In der Blattspreite führen violetten Zellsaft die äusserste Palissadenschicht und die Mesophyllzellen, die an die untere Epidermis angrenzen; zum Teil enthalten auch tieferliegende Mesophyllzellen Anthocyanin. In den Epidermiszellen ist der Zellsaft stets farblos. (10. 5. 1923, unw. Tartu; 15. 5. 1923, Peterseri; 17. 5. 1925, unw. Tartu.) — Bei Exemplaren, deren Höhe ca 25—30 cm betrug, waren die Blätter vollständig anthocyaninfrei, oder aber sie wiesen geringen Anthocyaningehalt auf. In letzterem Falle war der Blattrand und die basalen Teile der Blattstiele violett- bis braunfarbig. Diese Blatteile enthielten Anthocyanin in subepidermalen Zellen. (19. 6. 1925, Tooma.)

Bei verblühten Exemplaren tritt abermals reichlich Anthocyaninbildung auf. Zuerst röten sich die basalen Rosettblätter, allmählich erstreckt sich die Anthocyaninbildung auch auf höherstehende Blätter. Da gleichzeitig Chlorophyllabbau stattfindet, so nehmen die Pflanzen allmählich eine intensive violettrote Färbung an. In der Blattspreite sind die Palissadenzellen besonders pigmentreich, während die Zellen des Schwammparenchyms fast nur in den untersten Zellschichten rosa bis violettrot gefärbt sind. Grösse der Xanthoplasten ca 2,5—3 μ . Der Mittelnerv und der Blattstiel führen in der Regel nur wenig Anthocyanin. (8. 9. 1925, 13. 9. 1925, unw. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

1) Gertz, O., „Studier“, p. XXIX.

Campanulaceae.

255. *Campanula rotundifolia* L.

Auf trockenen Alvartriften der Insel Kassaar waren auch bei blühenden Exemplaren Blätter und Stengel oft intensiv braunrot gefärbt¹⁾. In der Blattspreite sind die Epidermiszellen farblos; das Palissadengewebe und die untersten Zellschichten des Schwammparenchyms führen reichlich violetten Zellsaft. Nur die innersten 2—3 Mesophyllschichten sind anthocyaninfrei. Die Chloroplasten sind in derartig anthocyaninreichen Blättern gelbgrün gefärbt. Im Stengel sind die Epidermiszellen ebenfalls farblos; die peripheren Zellschichten der primären Rinde enthalten violetten Zellsaft. (3. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.) — Weiter entstehen aus den untersten Blättern violettrote „Herbstblätter“, die bald vertrocknen. Deshalb konnte man bei fruktifizierenden Exemplaren nur noch wenige chlorophyllhaltige bräunliche Blätter im oberen Stengelteil sehen; nach unten zu folgten ihnen chlorophyllfreie Herbstblätter, und die untersten Stengelteile waren mit verdorrten Blattresten bedeckt. In den violettfarbigen Blättern führen Anthocyanin Palissaden- und Schwammparenchymzellen, die Epidermiszellen sind farblos. Grösse der Xanthoplasten ca 2 μ . (11. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.) — Dass die Pflanze sich auch ganz anders verhalten kann, ist sicher, denn gewöhnlich ist *C. rotundifolia* im Sommer grün gefärbt und enthält nur wenig Anthocyanin (hauptsächlich im Stengel). Es ist wahrscheinlich, dass sie sowohl als A [111] wie auch als A [1(1)(1)] und A [(1)(1)(1)] auftritt.

Beob. P.-Komb.: iA [111]

256. *Campanula persicifolia* L.

Diese Art verhält sich ganz übereinstimmend mit der vorigen. Auf trockenen Alvartriften auf der Insel Kassaar (Hiiumaa) trat sie ebenfalls oft als permanent anthocyaninführend auf. Bei blühenden Exemplaren, die ich untersuchte, waren sowohl Stengel wie Blätter dunkelbraun bis violettbraun gefärbt. In der Blattspreite findet sich Anthocyanin in den Palissadenzellen und den untersten Zellschichten des Schwammparenchyms. Die innersten Teile des Mesophylls enthalten farblosen Zellsaft.

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 392.

Da, wo sich in der Spreite grössere Leitbündel befinden, reichen die anthocyaninführenden Zellen nicht selten bis zu diesen. Epidermiszellen führen farblosen Zellsaft. Der Stengel enthält Anthocyanin in den Parenchymzellen der primären Rinde, die Epidermiszellen sind auch hier farblos. Sowohl die Mesophyllzellen im Blatte wie die Zellen des Rindenparenchyms führen reichlich Chloroplasten. Bei vielen Exemplaren haben die basalen Blätter bereits violettrote Färbung angenommen. In derartigen Blättern findet sich Anthocyanin in derselben Lokalisation wie in den oben beschriebenen, und nur weil aus den Chloroplasten Xanthoplasten hervorgegangen sind, ist die Rotfärbung hier auffälliger. (3. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.) — Bei verblühten Exemplaren hatten auch die Stengelblätter grösstenteils die Herbstfärbung angenommen. (13. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.) — Da *C. persicifolia* im Sommer gewöhnlich grün gefärbt ist, so treten bei ihr die Kombinationen A[1(1)(1)] und A[(1)(1)(1)] wohl viel häufiger auf als iA[111]. Der letztere Fall ist für diese *Campanula* eher eine Ausnahme.

Beob. P.-Komb.: iA[111]

Compositae.

257. *Solidago virga aurea* L.

Die jungen Blätter dieser Pflanze können im Frühjahr einen beträchtlichen Anthocyaningehalt aufweisen. Hierbei sind die Blätter bei Exemplaren auf trockenen Standorten oft an den zurückgekrümmten Teilen der Spreite auf der morphologischen Unterseite besonders intensiv gefärbt. Zuweilen sind die jungen Pflanzen in allen Teilen, ausgenommen die beschattete Blattoberseite, intensiv braun- bis violettrot. In der Blattspreite ist Anthocyanin am reichlichsten in der unteren Epidermis und in den dieser folgenden Mesophyllschichten vorhanden. Das übrige Mesophyll enthält farblosen Zellsaft. Da, wo auch die Blattoberseite gerötet ist, befindet sich das Anthocyanin in den Palissadenzellen und zuweilen auch in den Epidermiszellen. Der Blattstiel ist stark violettrot. Er führt Anthocyanin sowohl in den Epidermiszellen als in den peripheren subepidermalen Zellen. (15. 5. 1923, Irboska; 2. 6. 1925, Petseri.) — Im Sommer sind die Blätter rein grün gefärbt, nur der Mittelnerv, ein sehr schmaler Streifen am Blattrande und die Stengel sind gewöhnlich anthocyaninführend.

Die jüngsten, 2—3 cm langen Blätter führen in sämtlichen Geweben farblosen Zellsaft. Beim Stengel ist die basale Hälfte am intensivsten gefärbt. Die Violettfärbung rührt hier von Anthocyanin in den Epidermiszellen sowie in peripheren subepidermalen Parenchym- und Kollenchymzellen her. (19. 6. 1925, Vägeva.) — Dass die Pflanze das Vermögen Anthocyanin zu bilden auch weiter beibehält, stellte ich fest an Exemplaren, die infolge Stengelverletzung stark braunrote Blätter gebildet hatten. Diese Blätter führten anscheinend normale Chloroplasten, sie enthielten aber auch violettroten Zellsaft, und zwar sehr reichlich, in den Epidermiszellen der Blattoberseite und in den Palissadenzellen. (26. 8. 1923, unw. Tartu.) — Was die Herbstfärbung betrifft, so habe ich meist gelbe Herbstblätter beobachtet, die nur im Blattrande und Blattstiele Anthocyanin enthielten (in derselben Lokalisation wie im grünen Blatte). (11. 10. 1925, Kunda.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

258. *Inula salicina* L.

Diese Pflanze habe ich auf Südabhängen bei Tschemal (Nord-Altai) beobachtet. Die jungen Pflanzen führen reichlich Anthocyanin; ihre Blätter können durch den violetten Zellsaft fast schwarz gefärbt sein. (8. 5. 1921.) — Im Sommer ist die Pflanze grün mit Ausnahme des Stengels, der rötlich gefärbt sein kann. — Besonders auffällig ist jedoch die Herbstfärbung: die Blätter werden in der Regel intensiv rot. (25. 9. 1921.)

Die ca 20—30 cm hohen Exemplare, die ich auf der Insel Vilsandi (Saaremaa) im Juni untersuchte, führten in den Blättern verhältnismässig reichlich Anthocyanin in den Palissadenzellen und den untersten Zellschichten des Schwammparenchyms; bei stark pigmentierten Exemplaren trat der violette Zellsaft auch in den Epidermiszellen auf. Der Stengel enthielt Anthocyanin in den Epidermiszellen und den subepidermalen Zellschichten. (18. 6. 1924.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

259. *Bidens cernuus* L.

In Torfgruben eines Niedermooses unweit Tartu fand ich diese Pflanze auch im Sommer nicht selten sehr anthocyaninreich. Besonders intensiv braunrot gefärbt waren kleinere Exemplare mit wenig entwickeltem Wurzelsystem. Die Blattspreite

führt bei derartigen Pflanzen reichlich Anthocyanin im Zellsaft der Epidermis- und Palissadenzellen. Das Schwammparenchym und die untere Epidermis enthalten gewöhnlich farblosen Zellsaft, weshalb die Blattunterseite fast rein grün erscheint. Der Stengel ist bei anthocyaninreichen Exemplaren dunkelviolettblau, fast schwarz. Violettfarbiger Zellsaft findet sich in den Epidermiszellen und den Zellen der primären Rinde; in dem letztgenannten Gewebe treten die anthocyaninführenden Zellen oft zwischen solchen mit farblosem Zellsaft auf.

In der Regel ist die Pflanze im Sommer grün gefärbt und führt in den Blattspreiten wenig Anthocyanin; nur ist der basale Teil des Mittelnervs auf der Blattoberseite gewöhnlich braunrot. Der Stengel ist wohl stets, besonders in der apikalen Hälfte, braun- bis violettrot. Übereinstimmend mit den bereits beschriebenen Exemplaren fand ich die Epidermiszellen besonders anthocyaninreich. Die Blattspreite führt in den Mesophyllzellen ca 4—5 μ messende Chloroplasten.

Die Herbstblätter sind gelb gefärbt, nur die Blätter oder Blatteile, die bei der grünen Pflanze bereits Anthocyanin enthielten, können auch jetzt den Farbstoff führen. Die Färbung der gelben Blätter wird durch Xanthoplasten bedingt, die ca 2,5—4 μ messen und die sich in den Palissadenzellen an der inneren Tangentialwand angesammelt haben, die Aussenwand freilassend. Wo die Herbstblätter rot gefärbt sind, führen sie Anthocyanin in den Epidermis- und Palissadenzellen. (8. 9. 1925, unw. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

260. *Anthemis tinctoria* L.

Die im Winter rot gefärbten Blätter führen nach v. Mohl Anthocyanin hauptsächlich in Epidermiszellen¹⁾. — Ich fand dieselbe Pigmentlokalisation, jedoch auch Mesophyllzellen führten oft, besonders am Blattrande, violettroten Zellsaft. — Die untersten Blätter werden gewöhnlich, nachdem sie überwintert haben, nicht grün, wie dieses bei den jüngeren Blättern die Regel ist, sondern der Anthocyaningehalt steigert sich, das Chlorophyll wird abgebaut, und es bilden sich intensiv violette „Herbstblätter“. Diese Blätter verhalten sich also wie A [(1)11].

1) Mohl, H. v., l. c. p. 391.

Ein Teil derartiger Blätter ist Anfang Juni bereits vertrocknet, und die Rotfärbung hat sich auf 2—5 höherstehende Blätter übertragen. In diesen roten Blättern fand ich die Epidermiszellen, ausgenommen die Schliesszellen der Spaltöffnungen, mit violettrottem Zellsaft; auch die Mesophyllzellen, besonders am Blattrande, enthielten Anthocyanin. Die intensiv rote Blattrhachis führt Anthocyanin in Epidermiszellen und peripheren subepidermalen Zellschichten. Der Stengel enthält reichlich Anthocyanin in seiner basalen Hälfte, die oft intensiv violett gefärbt ist. Violetten Zellsaft führen hier die Epidermiszellen, die äusseren Schichten des Rindenparenchyms und die Kollenchymzellen. (19. 6. 1925, Vägeva.) — Nachdem die Pflanze verblüht ist, bildet sich Anthocyanin auch in allen Stengelblättern. Die Lokalisation des violetten Zellsaftes ist so wie bei den schon beschriebenen Herbstblättern¹⁾. (31. 7. 1925, Kassaar, Hiiumaa.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)1]

261. *Achillea millefolium* L.

Diese Pflanze verhält sich der vorigen sehr ähnlich. Die jungen Blätter, die im April untersucht wurden, waren anthocyaninreich. Die Blattabschnitte enthielten violettroten Zellsaft in den Palissadenzellen und in den untersten Zellschichten des Schwammparenchyms, während die Epidermiszellen farblosen Inhalt führten. Im Blattstiel, auch in seinem unteren, scheidig erweiterten Teil, war die Farbstofflokalisierung dieselbe. (14. 4. 1925, Voldi.) — Die basalen absterbenden Blätter wiesen bereits im Mai gut ausgeprägte Herbstfärbung auf. Sie sind stark violettrot gefärbt und führen Anthocyanin am reichlichsten in den Zellen der Palissadenschicht; das Schwammparenchym enthält gewöhnlich nur wenig Zellsaftpigment. Die Plastiden fand ich grösstenteils zerstört, es waren gelbe, Xanthokarotinoide enthaltende Öltropfen entstanden. Auch im Stengel war das Anthocyanin subepidermal lokalisiert. (17. 5. 1925, Voldi.) — Im Sommer sind die Stengelblätter, ebenso die basalen Blätter und die Blattrossetten, grün gefärbt und führen nur ganz unbedeutende Anthocyaninmengen, besonders in den basalen Teilen des Blattstieles. (17. 5. 1925, Voldi.)

Im Herbst findet in den Blättern, bevor sie absterben, ge-

1) Vergl. Gertz, O., „Studier“, p. 400.

wöhnlich Anthocyaninbildung statt, wobei sie sich anfangs bräunlich, zuletzt rot färben. Anthocyanin findet sich in den Palisadenzellen und in den Zellen des Schwammparenchyms in der Nähe der unteren Epidermis. (21. 10. 1923.)

Beob. P.-Komb.: A [(1)(1)1]

262. *Artemisia maritima* L.

Diese Pflanze habe ich nur im Sommer untersuchen können. Hierbei waren die schön weissfilzigen Blätter in den Blattabschnitten anthocyaninfrei; auch in ganz jungen Blättern fand ich den Zellsaft überall farblos. Der Blattstiel dagegen führt in den Epidermiszellen oft Anthocyanin. Dass der Blattspreite dennoch das Vermögen Anthocyanin zu bilden nicht fehlt, zeigten abnorm kleine Exemplare mit dicht angehäuften Blattabschnitten: die apikalen Teile der letzteren waren rötlich gefärbt und führten Anthocyanin in den Epidermiszellen. (19. 6. 1924, Vilsandi, Saaremaa.) — Diese Pflanze tritt oft als A [(1)(1)(1)] auf.

263. *Tussilago farfara* L.

Die jungen Laubblätter sind gewöhnlich intensiv braunrot gefärbt und führen reichlich Anthocyanin. Die Blattspreite ist oberseits rötlichbraun, die Blattunterseite weist eine mehr violettrote Färbung auf. Auch der Blattstiel ist auf der Oberseite an dem schmal geflügelten Rande violettrot gefärbt. In der Blattspreite fand ich folgende Anthocyaninlokalisation: die obere Epidermis nur bei sehr anthocyaninreichen Blättern mit rötlichem Zellsaft, sonst farblos; die äusserste Palissadenparenchymschicht intensiv violettrot, die folgenden gewöhnlich mit farblosem Zellsaft; das Schwammparenchym in den unteren Schichten und die untere Epidermis mit violettrottem Zellsaft. Der Blattstiel enthält Anthocyanin in den 2—4 äussersten Parenchymschichten, zuweilen auch in den Epidermiszellen. (15. 5. 1925, Irboska; 17. 5. 1925, Voldi.)

Im Sommer sind die Blätter, deren Durchmesser oft ca 20 cm beträgt, grün gefärbt, nur die grösseren Blattnerven sind violettrot. Auch der gezähnte Blattrand führt gewöhnlich Anthocyanin in den Spitzen der Zähne, und zwar in den Epidermis- und den Mesophyllzellen. Der Blattstiel ist oft braun- bis violettrot gefärbt und enthält Anthocyanin reichlich in den Zellen der lateralen Kollenchymstränge und in den Parenchymzellen unter

der oberen Epidermis. Die Epidermiszellen führen farblosen Inhalt. Der Stengel ist oft sehr anthocyaninreich. Hier fand ich den violettroten Zellsaft zum Teil in den Epidermiszellen, hauptsächlich aber in den peripheren Kollenchymzellen und in den Zellen der primären Rinde. (17. 8. 1925, Tartu.) — Zuweilen bilden sich in den ausgewachsenen Blättern noch zu einer Zeit, wo diese reichlich Chlorophyll enthalten, beträchtliche Anthocyaninmengen; aus derartigen Blättern gehen später violette Herbstblätter hervor; in der Regel sind die letzteren jedoch gelb gefärbt. Ein Teil der ausgewachsenen Blätter bleibt grün und erhält sich so den Winter über, um im Frühjahr, ohne vorher Anthocyanin zu bilden, zu vertrocknen. Gelbe Herbstblätter beobachtet man auf sonnigen Abhängen, also an Stellen, wo die Lebenstätigkeit im Herbst früher abgeschlossen wird. — Die absterbenden, gelb gefärbten Blätter enthalten Anthocyanin in derselben Lokalisation wie im grünen Blatte, eine Vermehrung des Gehaltes an diesem Pigment ist nicht zu beobachten. Die Xanthoplasten (ca 2 μ) sind intensiv gelb gefärbt. In den rotgefärbten Teilen der Spreite und im Blattstiel führen Anthocyanin sowohl Epidermiszellen als die subepidermalen Zellschichten. (11. 10. 1925, Kunda.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

264. *Arctium tomentosum* (Lmk.) Schrk.

Die jungen Blätter dieser Pflanze fand ich in der Spreite anthocyaninfrei, nur die Epidermiszellen des Blattstieles führten violetten Zellsaft. Da jedoch auch im Sommer die Nervatur in der Blattspreite nicht selten rot gefärbt ist, so ist es wahrscheinlich, dass auch den anderen Spreitenteilen das Vermögen Anthocyanin zu bilden nicht völlig fehlt, besonders da der Blattrand auch beim Blatte mit schon abgeschlossenem Wachstum Anthocyanin enthält. Im Blattrand führen violetten Zellsaft die Mesophyllzellen. Der Blattstiel des grünen Blattes ist bräunlichviolett gefärbt, besonders in seinem basalen Teil und auf der Oberseite. Anthocyanin enthalten hier reichlich die Epidermiszellen, die ihnen folgenden Parenchymzellen führen rosafarbigem Zellsaft. Im Herbst färbt sich die Blattspreite gelb; nur die Stellen, die im grünen Blatte Anthocyanin führten, enthalten roten Zellsaft in derselben Lokalisation, wie oben beschrieben. Der Blattstiel führt fast stets reichlich Anthocyanin in den Epi-

dermiszellen, die peripheren Parenchymschichten enthalten nur wenig Zellsaftpigment. (25. 8. 1925, Tartu.)

265. *Lactuca muralis* (L.) Less.

Die jungen Blätter führen reichlich Anthocyanin und sind braun- bis violettrot gefärbt, besonders auf der morphologischen Unterseite der Blätter. Violettroten Zellsaft fand ich ausschliesslich in den Epidermiszellen. (15. 5. 1923, Rogovo, Petsrimaa.) — Im Sommer ist die Pflanze grün; die Blätter, ebenso der Stengel, sind sehr oft anthocyaninfrei. — Herbstblätter habe ich nicht untersucht. Nach Gertz¹⁾ sind diese intensiv violett gefärbt und führen Anthocyanin in den Epidermiszellen der Spreite. *Lactuca muralis* tritt also oft als A [1(1)1] auf.

266. *Scorzonera humilis* L.

Die Exemplare, die ich im Mai untersuchte, waren bereits grösstenteils grün, besonders die grösseren, ca 10 cm langen Blätter. Immerhin fand ich ihre apikalen Teile und die etwas zurückgebogenen Randpartien der Spreite braunrot gefärbt. Die jüngsten, noch eingerollten Blätter sind oft dunkelbraunrot. In diesen Blättern sind die Epidermiszellen farblos, die peripheren Zellschichten des Mesophylls (gewöhnlich eine Schicht) führen violetten Zellsaft. (14. 5. 1925, Elva.) — Blühende Exemplare, die Ende Mai untersucht wurden, besaßen ca 25 cm lange Laubblätter, die entweder vollständig anthocyaninfrei waren, oder aber etwas Anthocyanin im Blattrande, besonders in der apikalen Blatthälfte, führten. Anthocyanin war auch hier nur in subepidermalen Zellen vorhanden. Dieselbe Lokalisation des violettroten Zellsaftes fand ich in den ca 4—5 cm langen Niederblättern, die oft violettrot gefärbt waren. (31. 5. 1925, Tedremägi, Petsrimaa.)

Bald nach der Blüte sterben die basalen Blätter ab, und je nachdem, ob die Blätter, aus denen sie hervorgehen, Anthocyanin enthielten oder nicht, entstehen rote oder gelbe Herbstblätter. Die roten bilden sich allerdings nur in Ausnahmefällen. Die gelbe Färbung ist bedingt durch Xanthoplasten (ca 2,5—3 μ), die reichlich im Mesophyll auftreten. Die Chloroplasten der Schliesszellen sind auch im vergilbten Blatte grünlich gefärbt.

1) Gertz, O., „Studier“, p. 408.

Die roten Blätter enthalten Xanthoplasten, ausserdem aber violetten Zellsaft in den Palissadenzellen und den Zellen des Schwammparenchyms, die sich in der Nähe der unteren Epidermis befinden. (7. 7. 1925, Kassar, Hiiumaa; 5. 8. 1923, 8. 9. 1925, unw. Tartu.)

Beob. P.-Komb.: A [1(1)(1)]

Eingegangen am 8. März 1926.

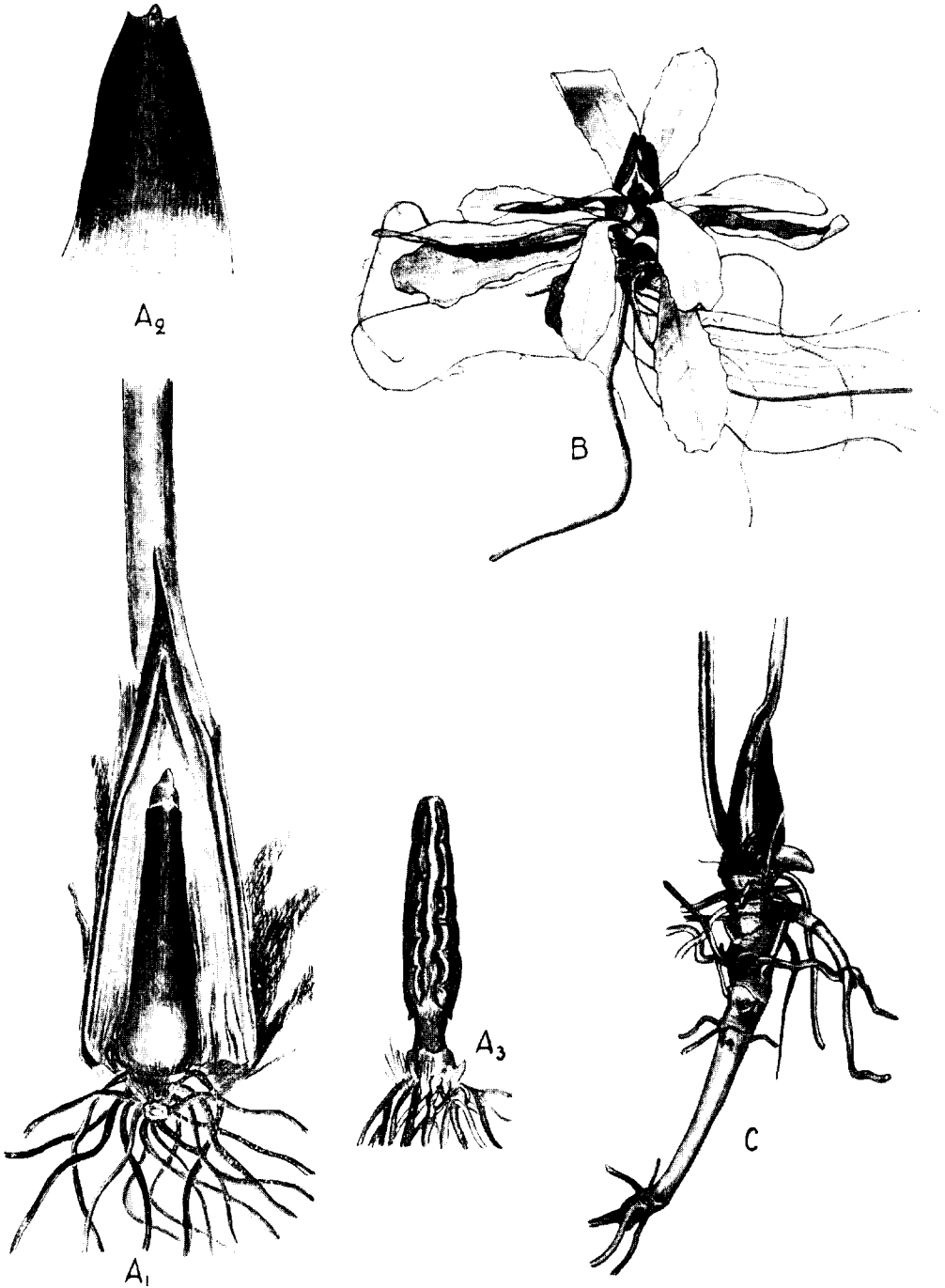
Erklärung der Tafel.

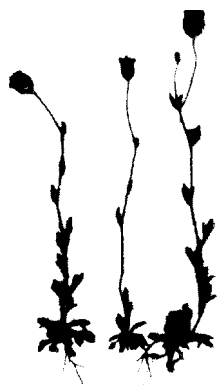
Tafel I.

A₁, A₂, A₃: *Allium victorialis*. Die geschlossenen Blattscheiden der bereits vergilbten Laubblätter (3) sind einseitig aufgeschlitzt, um die nächstjährige Knospe mit den violett gefärbten Niederblättern zu zeigen (A₁). A₂: Ein Niederblatt mit dem anthocyaninfreien Spreitenrudiment an der Spitze. A₃: Gelblichgrüne Laubblätter nach Beseitigung der Niederblätter. $\frac{2}{3}$ nat. Gr.

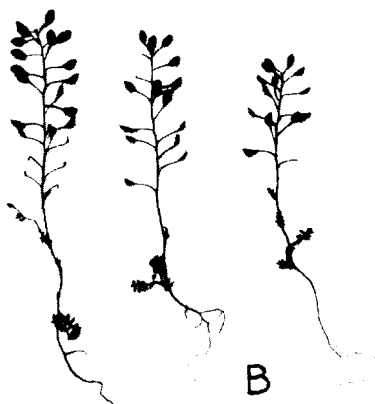
B: *Primula farinosa*. In der Mitte der absterbenden Rosette (Blätter ziemlich intensiv gelb) befindet sich die überwinternde aufrechte Rosette. $\frac{4}{3}$ nat. Gr.

C: *Convallaria majalis*. Die von anthocyaninführenden Niederblättern umgebene Knospe ist noch von den gedehnten Blattscheiden der bereits vergilbten Laubblätter umschlossen. Nat. Gr.

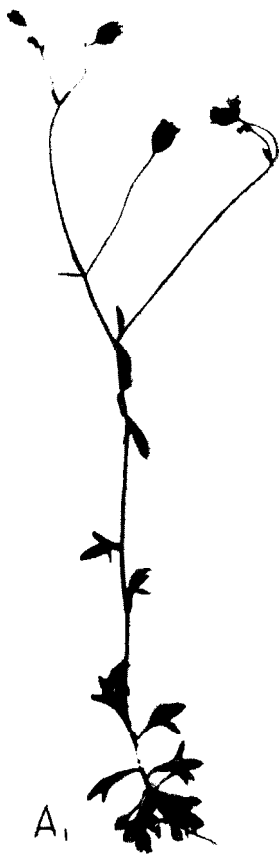




A₂



B



A₁



C

Erklärung der Tafel.

Tafel II.

A₁, A₂: *Saxifraga tridactylites*. A₁: Exemplar (grün) aus einem nach Norden zu gerichteten Felsspalt. (Insel Muhu, Estland.) A₂: Alvarexemplare, die stark violett- bis braunrot gefärbt sind. (Insel Muhu, Estland.)

B: *Hutchinsia petraea*. Alvarexemplare aus Kaugatoma (Insel Saaremaa, Estland), die in allen oberirdischen Teilen braun- bis violettrot gefärbt sind.

C: *Rumex acetosella*. Die Pflanzen sind in sämtlichen oberirdischen Teilen violettrot bis braunrot gefärbt. (Halbinsel Harrilaid, Ins. Saaremaa, Estland.)

A₁, A₂, B, C — $\frac{9}{10}$ nat. Grösse.

Errata.

I. Teil.

S. 33 (Tabelle) statt: *Morus nigra* L. lies: *Morus alba* L.

S. 39 Z. 4 v. o. „ stattfindet „ stattfinden kann

II. Teil.

S. 9 nr. (186) statt: A [1(1)0] lies: A [1(1)(1)]

Anmerkung.

Die Bezeichnung „Mest“ (I. Teil, S. 64—71) ist im Sinne von „Pflanzengesellschaft“ gebraucht worden.

LANDESKUNDE VON EESTI

IV—V. DIE SIEDLUNGS- UND GEOPOLITISCHE STRUKTUR DES LANDES

VON

MICHAEL HALTENBERGER

TARTU (DORPAT) 1926

LANDESKUNDE VON EESTI

VON

MICHAEL HALTENBERGER

TARTU (DORPAT) 1926

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorwort	3
I. PHYSISCHE STRUKTUR	11
1. Oberflächengestaltung	16
2. Das hydrographische Bild	55
3. Klima	64
4. Das Pflanzenkleid	73
II. VÖLKISCHE STRUKTUR	79
1. Volkskörper und Staatsraum	79
2. Struktur des Volkskörpers	84
3. Entwicklungsgeschichte des Volkskörpers	104
III. WIRTSCHAFTLICHE STRUKTUR	107
1. Wirtschaftsraum	107
2. Der Mensch als wirtschaftender Faktor	109
3. Das Wirtschaftsleben	116
a) Bodewirtschaft	117
b) Viehwirtschaft	123
c) Waldwirtschaft	130
d) Bergwirtschaft	132
e) Industrie	139
f) Verkehr	140
g) Handel	150
IV. SIEDLUNGSSTRUKTUR	163
1. Siedlungsraum	163
2. Siedlungsformen	175
3. Städte	180
V. GEOPOLITISCHE STRUKTUR	197
Schlusswort	202

Berichtigungen (Druckfehler).

- S. 5, in Anmerkung 1 liess Tschechoslowakei **35** statt Tschechoslowake 36.
 - S. 13, Erklärung zur Abbildung, Zeile 2 lies Ostsee statt Ostsees.
 - S. 62, im Text Zeile 8 von unten lies Pedja-Pede* (Pedja-Pedde) statt Pedja* (Pedde).
 - S. 90, in Anmerkung Zeile 6 von unten lies mosni (s gleich franz. ch) statt mosni.
 - S. 107, in Anmerkung Zeile 1 von unten lies S. 11 statt S. 5.
 - S. 150, im Text Zeile 10 von oben beträgt die Zahl der Fernsprechstellen nach der nachträglich eingelaufenen schriftlichen Mitteilung der Post- und Telegraphen-Generaldirektion der Republik Litauen **237**.
 - S. 38, 40, 47, 48, 49, 50, 51, 52 sollten bei den Abbildungen die deutschen Namen der Konsequenz wegen in eckigen Klammern stehen.
-

Inhaltsverzeichnis

	Seite
IV. SIEDLUNGSSTRUKTUR	163
1. Siedlungsraum	163
2. Siedlungsformen	175
3. Städte	180
V. GEOPOLITISCHE STRUKTUR	197
Schlusswort	202

IV. Siedlungsstruktur.

Im Rahmen der Landeskunde nicht unwesentlich ist die Kenntnis der Siedlungsstruktur des Landes. Äussert sich doch in den menschlichen Siedlungen der Einfluss des Naturraumes und derjenige des Menschen. Nur auf dies beides zusammen lässt sich der Charakter der Siedlungsstruktur zurückführen. Es lässt sich nur schwer entscheiden, welcher Faktor, ob das Land oder der Mensch, die grössere Rolle spielt, woraus sich auch erkennen lässt, dass bei siedlungsgeographischen Fragen stets auch die historischen und ethnographischen Umstände zu berücksichtigen sind. Diese dualistische Auffassung muss also die siedlungsgeographischen Studien bestimmen.

Für die siedlungsgeographische Kenntnis des Landes erscheint es von Wichtigkeit, einerseits den Siedlungsraum, und andererseits die Siedlungsformen zu erläutern. Als Siedlungsformen sind in Eesti die Gesinde, Dörfer, Flecken und Städte zu betrachten, von denen die Städte gesondert erörtert werden sollen. Es ergibt sich also eine Dreiteilung des Stoffes: a) der Siedlungsraum, b) die Siedlungsformen, und c) die Städte.

1. Siedlungsraum.

Der estnische Siedlungsraum ist die estnische Ökumene im e. S. Er umfasst also ein kleineres Gebiet als der Lebensraum, der wiederum als gleichbedeutend mit dem estnischen Wirtschaftsraum erkannt wurde. Wie gross dieser Siedlungsraum ist, inwiefern er von dem Naturmilieu beeinflusst wurde, und welche Gliederung dieser Siedlungsraum aufweist, diese Fragen sind an dieser Stelle zu erörtern.

1. Bezüglich der Grösse des estnischen Siedlungsraumes fehlen noch nähere Angaben. Es wäre siedlungsgeographisch recht interessant, dieser Frage näher zu treten und zu ermitteln, welche Gebiete als leere Stellen des estnischen Siedlungsraumes

erscheinen, und in welchem Verhältnis sie zu der Grösse des Siedlungsraumes stehen. Eine weitere Frage wäre, die Siedlungsdichte der einzelnen Raumeinheiten zu ermitteln. Auf die Besprechung der estnischen Raumeinheiten kommen wir später zurück.

Von dem heutigen Siedlungsraum haben wir schon durch J. G. Granö¹ ein recht gutes allgemeines Bild. Seine Kartenbeilage, die er auf Grund der Einwerstkarten entworfen hat, lässt schon die allgemeinen Züge des estnischen Siedlungsraumes hervortreten. (Siehe Abb. 67.) Darnach ergibt sich, dass es vier Hauptsiedlungsdichtegebiete und fünf kleinere, aber nur auf zwei Gebiete lokalisierte gibt; während die leeren Stellen des Siedlungsraumes sich vor allem auf zwei grosse sumpfige, moorige und Waldgebiete des Landes beschränken, ausser diesen gibt es noch vier kleinere. Die *Hauptsiedlungsdichtegebiete* sind die zwei nördlichen und die zwei südlichen. Diese Agglomerationsgebiete haben alle ihre bedeutenden Agglomerationszentren, dort Tallinn und Tapa — Rakvere, und hier wiederum Viljandi und Tartu. Daraus ergibt sich also auch ihre geographische Verteilung an den vier Ecken eines Vierecks, und zwar im Norden im westlichen Teil vom Kreis Harju und in dem Grenzgebiet der Kreise Järva und Viru; und im Süden im südlichen Teil des Kreises Viljandi, sowie in den Kreisen² Tartu—Võru. Die vier Hauptsiedlungsdichtegebiete sind auf verschiedene Ursachen zurückzuführen. Die bedeutende Hafenstadt Tallinn, das recht wichtige verkehrsgeo-

1) J. G. Granö, Eesti maastikulisel üksused; mit einem deutschen Referat: Die landschaftlichen Einheiten Estlands. Tartu [Dorpat] 1922. S. 82, und Kartenbeilage: Eesti asulad ja tähtsamad maisteed. — Die Siedlungen und grösseren Landstrassen Estlands.

2) Tallinn . . .	deutsch	Reval	Kreis Harju . . .	deutsch	Harrien
Tapa	"	Taps	" Järva . . .	"	Jerwen
Rakvere . . .	"	Wesenberg	" Viru . . .	"	Wierland
Viljandi . . .	"	Fellin	" Võru . . .	"	Werroscher Kreis
Tartu	"	Dorpat	Matsalu laht . . .	"	Matzalbuch
Pärnu	"	Pernau	Pärnu laht . . .	"	Pernauser Meerbusen
Vana-Vändra . . .	"	Alt-Fennern	Risti	"	Kreuz
Põltsamaa . . .	"	Oberpahlen			
Baltiski	"	Baltischport	Haapsalu . . .	"	Hapsal
Hiumaa	"	Dagö			

graphische Knotengebiet Tapa—Rakvere, und die landwirtschaftlichen Kernzonen im Süden des Landes (Viljandi, Tartu) haben diese Agglomeration der Siedlungen hervorgerufen. — Die *kleineren Siedlungsdichtengebiete* lassen wiederum im Westen die Bedeutung des Matsalu laht in dem Gebiet der Estnischen Zwischengewässer, wie auch die Anhäufungskraft des Livischen Meerbusens am Pärnu laht von Pärnu bis Vana-Vändra in nordöstlicher Richtung landeinwärts erkennen; während im Osten das Grossdrumlingegebiet nördlich von Tartu und das Kleindrumlingegebiet nördlich vom Virtsjärv (Pöltsamaa) je eine kleinere Siedlungsanhäufung hervorgerufen hat. — Die *leeren Stellen des estnischen Siedlungsraumes* sind vor allem die zwei grösseren, und zwar diejenige am Pärnu laht, südlich von der vorher erwähnten Pärnu—Vana-Vändra-Linie, und ferner das ebenfalls stark sumpfige nördliche Küstengebiet des Peipus. — Die vier *kleineren leeren Stellen* lassen wiederum den Einfluss der Sümpfe auf das Siedlungswesen im Westen zwischen Baltiski—Haapsalu (im Kirchspiel Risti), ferner nordöstlich vom Virtsjärv, westlich vom Peipus, und auf der Insel Hiiumaa erkennen. Die westliche Peipusküste ist allerdings bewohnt, die leeren Stellen befinden sich landeinwärts auf den sumpfigen Gebieten westlich vom Peipus.

Inbetreff der Siedlungsdichte von Eesti lässt sich auf Grund der vorkriegszeitlichen russischen Angaben sein Platz innerhalb der Ostseeprovinzen und Litauens feststellen¹. Die Gouvernements Estland, Livland, Kurland, Kowno, Wilna und Witebsk wiesen im Jahre 1910 im Mittel eine Siedlungsdichte von 1·4 auf, d. h. es kamen auf 1.000 qkm 744 Orte. Im Gegensatz zu Polen, Zentral- und Klein-Russland, wo die betreffenden Werte 1·8, 3·0, 5·2 bez. 550, 330, 190 betragen, waren die hiesigen Siedlungsdichteverhältnisse recht günstig. Und vergleicht man jenen Wert mit denjenigen des hohen Nordens Europas, oder denjenigen des Grenzgebietes zwischen Nord- und Mittelrussland, wo durchschnittlich auf 200—300, bez. auf 20—30 qkm ein Wohnplatz kommt, so sind die Verhältnisse der Ostseeprovinzen als recht günstig zu bezeichnen, umsomehr da auch in Mitteleuropa, z. B. in Bayern, ebenfalls keine viel grössere

1) H. Wagner, Lehrbuch der Geographie. II Band. Länderkunde von Europa. Erste Abteilung. Allgemeine Länderkunde von Europa. Hannover und Leipzig 1915. S. 123—24.

Siedlungsdichte zu finden ist (1·2 bez. 800). Die Siedlungsdichte der ehemaligen russischen Ostseeprovinzen mit Litauen wiesen also mitteleuropäischen Charakter auf, wobei allerdings betont werden muss, dass auch in Mitteleuropa nicht überall dieselben Siedlungsverhältnisse herrschten. Für das heutige Eesti wäre es vom siedlungsgeographischen Standpunkte aus recht interessant auf diese Frage — wie schon oben betont — näher einzugehen.



Abb. 68. Typisches estnisches Gesindehaus. (Übernommen aus dem Sammelwerk „Eesti“ mit Genehmigung des Kultusministeriums.) Zu S. 168.

2. Inwiefern wurde der estnische Siedlungsraum vom Naturmilieu des Landes beeinflusst? Die organische und anorganische Ausstattung des Naturmilieus, ferner die kosmischen und tellurischen Einflüsse des Erdkörpers bestimmen den estnischen Siedlungsraum; ebenso waren sie ja auch bei seinem Wirtschaftsraum von ausschlaggebender Bedeutung. Eesti wurde als ein sumpfiges, mooriges Land mit mittelmässigem Waldbestand erkannt, wo der Boden hauptsächlich loser glazialer Aufschüttungsboden ist. Daraus ergibt sich auch das Baumaterial der Siedlungen. In dieser Hinsicht tragen die Sied-

lungen nord- und osteuropäischen Charakter, es überwiegen die „Holzhäuser“, und nur die Kalksteingebiete der nördlichen Glinzone, wie auch die äusserste südliche Devonkalksteinzone lässt die Anwendung von Stein für den Hausbau aufkommen. Auch das Dachmaterial hängt mit der Ausstattung des Naturmilieus zusammen. Auch heute findet man noch viel Strohdächer (siehe Abb. 68), auf den Inseln und am Strande dagegen Schilfdächer. — Den tellurischen Einfluss des Erdkörpers auf den Siedlungsraum zeigt die geographische Lage der Siedlungen. Sie weisen oft einen Zusammenhang mit der wagerechten Gliederung, dem geomorphologischen Charakter und den Gewässern des Landes auf, wonach man dann Siedlungstypen wie z. B. Küstensiedlungen, parallel angeordnete Drumlin-, ferner Flachlandsfluss- und Sumpfsiedlungen unterscheiden kann.

3. Der estnische Siedlungsraum gliedert sich in grössere und kleinere Einheiten. Es lassen sich zur Zeit drei **Raumeinheitskategorien** unterscheiden: diejenigen der Kreise (maakond), der Kirchspiele (kihelkond) und der Gemeinden (vald).

a) Kreise (maakond) gibt es 11, deren Grösse zwischen 1.500 und 7.000 qkm schwankt. Der kleinste Kreis ist der Kreis Valga (1.502), und der grösste der Kreis Viru (7.075). Die Grössenreihenfolge der elf Kreise ist folgende ¹:

	qkm	Einw.	Volksdichte	
Viru (Wierland)	7.075	149.300	21·4	5.
Harju (Harrien)	5.649	216.700	38·0	1.
Tartu (Dorpater Kreis). .	5.633	176.100	31·0	3.
Pärnu (Pernauser Kreis)	5.207	94.000	18·0	10.
Lääne (die Wiek)	4.765	76.000	15·9	11.
Võru (Werroscher Kreis) .	3.925	82.800	20·9	6.
Viljandi (Felliner Kreis) .	3.886	77.000	19·8	7.
Järva (Jerwen)	2.983	58.200	19·5	8.
Saare (Öselscher Kreis) .	2.925	57.200	19·3	9.
Petseri (Petschurscher Kr.)	1.671	60.800	36·1	2.
Valga (Walkscher Kreis) .	1.502	39.700	26·3	4.

Der grösste Kreis ist also Viru, der am besten bevölkerte aber Harju. Petseri ist wohl der zweitkleinste Kreis, aber doch der zweitbestbesiedelte. (Vergl. S. 82.)

¹) Riigi Statistika Keskbüroo, Eesti Statistiline Album etc. S. 18, 19.

Ein kurzer *geschichtlicher Rückblick* lässt die Entwicklung dieser Raumeinheiten folgenderweise erkennen: Im 13. Jahrhundert besteht das von den Esten bewohnte Gebiet aus acht grösseren Landschaften und aus vier Nebenlandschaften¹. Die acht grösseren Landschaften nahmen etwa den Norden und Süden des heutigen Eesti ein, also etwa das vorkriegszeitliche Gouvernement Estland und die nördliche Hälfte von Livland. Zwischen den sechs nördlichen und den zwei südlichen grösseren Landschaften befanden sich die Nebenlandschaften.

Nördliche grosse Landschaften: Ösel, Wiek, Harrien, Reval, Jerwen, Wierland.

Nebenlandschaften: Alempois (Alempos), Moche (Möge), Nurmegunde (Norumegunde), Waigele (Wegele).

Südliche grosse Landschaften: Sackala, Ugau-nien (Oandi).

Diese althistorische Kreiseinteilung (damals allerdings noch landschaftliche Einteilung) hat sich trotz mancher Grenzverschiebung auch ferner bewahrt, sie kommt sogar in der heutigen Kreiseinteilung zum Ausdruck. Das Vorkriegsbild² zeigt innerhalb des Gouvernements Estland und in dem von Esten bewohnten nördlichen Teil Livlands zehn Kreise; und zwar in Estland: Harrien oder den Revalschen Kreis, die Wiek oder den Hapsalschen Kreis, Jerwen oder den Weissensteinschen Kreis, und Wierland oder den Wesenbergschen Kreis, in Livland (im estnischen Teil): den Öselschen, Pernauschen, Felliner, Walkschen, Werroschen und Dorpater Kreis.

Die heutige Kreiseinteilung weist nur im Süden und Nordosten des Landes eine Veränderung auf, sonst ist die historische Grundlage erhalten geblieben (siehe Abb. 69). Der heutige Valga-(Walksche) Kreis ist auf Kosten der angrenzenden Kreise Viljandi

1) P. Johansen, Siedlung und Agrarwesen der Esten im Mittelalter. — Verhandlungen der Gelehrten Estnischen Gesellschaft. Bd. XXXIII, Dorpat 1925. S. 2—3.

K. R. Kupffer, Baltische Landeskunde etc., im *Atlas*: Historische Karte von Alt-Livland von L. Arbusow (Massstab 1:2.250.000).

2) K. R. Kupffer, Baltische Landeskunde etc. S. 415—439, 456—471.
 „ *Atlas*: Russlands Ostsee-Provinzen Livland, Estland und Kurland (Massstab 1:2.250.000).

(Fellin), Tartu (Dorpat) und Võru (Werro) gebildet worden, um dem bei Eesti gebliebenen Valgaschen Kreisrest ein einigermaßen mögliches Raumgebiet sichern zu können. — Durch die estnisch-lettische Grenzregulierung wurde die Südgrenze des Pärnu- (Pernauschen) Kreises insofern in Mitleiden-

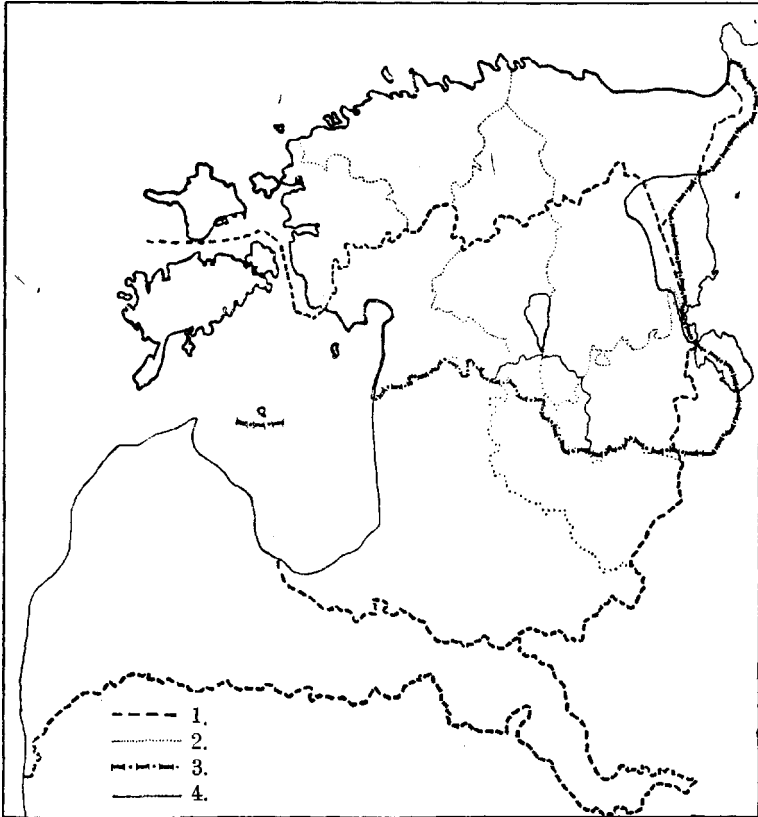


Abb. 69. Karte der Kreiseinteilung Eestis. Zu S. 169.

Zeichenerklärung: 1. Frühere Gouvernementsgrenzen. 2. Frühere Kreisgrenzen. 3. Staatsgrenze. 4. Heutige Grenze des Kreises Valga.

schaft gezogen, als manche Stellen Lettland zugesprochen wurden, wiederum aber Lettland aus dem Wolmarschen Kreis manche unbedeutende Stellen an Eesti abgetreten hat. Einen Zuwachs repräsentieren der Petseri- (Petschursche) Kreis im Südosten des Landes, und der Transnarva-Streifen im Nordosten. Auf diese Fragen wollen wir aber noch bei Behandlung der geopo-

litischen Struktur des Landes zurückkommen, wo sie auch aus strategischen Gründen berücksichtigt werden müssen.

b) Eine engere Raumeinheit bilden die Kirchspiele (kihelkond), die den „Gauen“ entsprechen und uns ebenfalls in die ältere Geschichte des Estentums zurückführen¹. Sie sind heute schon keine administrativen Einheiten mehr, sondern nur geschichtliche und kirchliche Einheiten. Vom geographischen Standpunkte aus haben sie heute insofern eine Bedeutung, als die Heimatforschung Estis diese Raumeinheit ihren Untersuchungen zu Grunde gelegt hat (siehe Abb. 70). J. Rumma gibt das Wesen eines Kirchspiels folgenderweise an: „Unter einem Kirchspiel versteht man ein Gebiet, dessen lutherische Einwohner zu einer Kirche gehören, die sie unterhalten. Die Kirchspiele haben keine festen Grenzen. Öfters schneiden sich die Grenzen einzelner Kirchspiele und ein Dorf oder Gut gehört zu 2 oder mehreren Kirchspielen, da sie sich in früherer Zeit an dem Unterhalt der Kirchen beteiligten; oder Teile eines Kirchspiels befinden sich als Enklaven in anderen Kirchspielen.“² Ihre Grösse ist verschieden. In dem Kreis Tartu findet man solche von 200, aber auch solche von 700 qkm. So z. B. ist das Kirchspiel Palamuse (Bartholomäi) 210 qkm gross, dagegen das Kirchspiel Vönnu (Wendau) 717 qkm.³ — Kirchspiele gibt es 107 an der Zahl, deren Verteilung aus der beigefügten Karte ersichtlich ist. Als Beispiel für ein Kirchspiel, das aus mehreren Teilen besteht, führe ich das Kirchspiel Hanila (Hannehl) im Westen des Landes, an der südöstlichen Küste der Estnischen Zwischengewässer an (siehe Kirchspiel 50 auf der Rummaschen Karte).

Die Kirchspiele sind folgende: 1. Tallinna linna ala (das Gebiet der Stadt Reval); 2. Harju-Jaani (St. Johannis); 3. Kuusalu (Kusal); 4. Haljala (Haljall); 5. Viru-Nigula (Maholm); 6. Lüganuse (Luggenhusen); 7. Jõhvi (Jewe); 8. Vaivara (Waiwara); 9. Iisaku (Isaak); 10. Viru-Jaagupi (St. Jakobi); 11. Rakvere (Wesenberg); 12. Kadrina (St. Katharinen); 13. Ambla (Ampel); 14. Kose (Kosch); 15. Jüri (St. Jürgens); 16. Keila (Kegel); 17. Hageri (Haggers); 18. Nissi (Nissi); 19. Mardise (St. Matthias); 20. Risti (Kreuz); 21. Noarootsi (Nukkö);

1) P. Johansen, a. a. O. S. 3.

2) J. Rumma, Die Heimatforschung in Eesti etc. S. 7—8.

3) J. Rumma, a. a. O. S. 8.

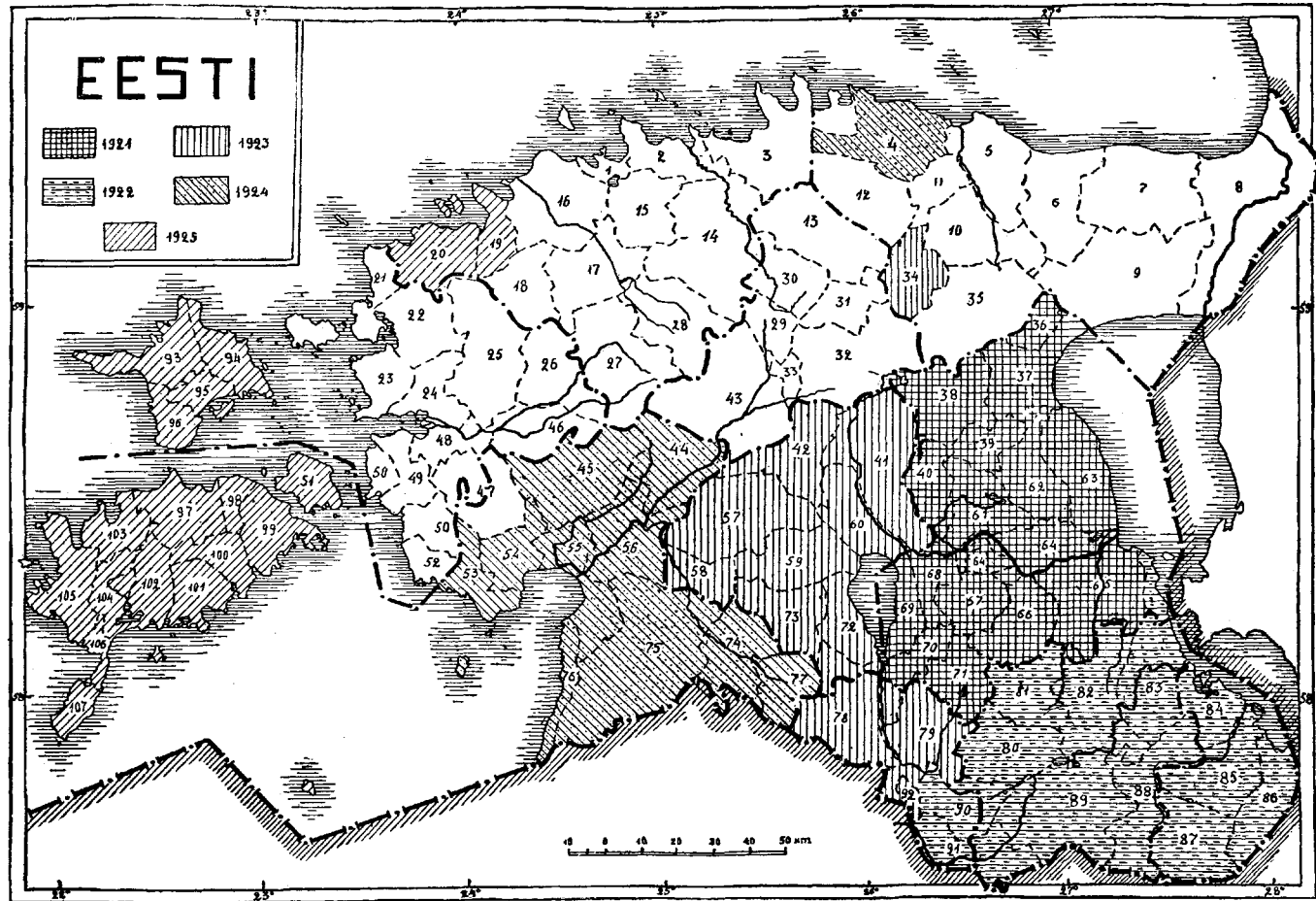


Abb. 70. Karte des Arbeitsgebietes des Heimatforschungsausschusses in den Jahren 1921, 1922, 1923, 1924 und 1925. Zu S. 171.

22. Lääne-Nigula (Poenal); 23. Ridala (Röthel); 24. Martna (St. Martens); 25. Kullamaa (Goldenbeck); 26. Märjamaa (Merjama); 27. Rapla (Rappel); 28. Juuru (Jörden); 29. Anna (St. Annen); 30. Järva-Madise (St. Matthäi); 31. Järva-Jaani (St. Johannis); 32. Koeru (St. Marien-Magdalenen); 33. Paide (Weissenstein); 34. Väike-Maarja (Kl. Marien); 35. Simuna (St. Simonis); 36. Avinurme (Awwinorm); 37. Torma (Torma); 38. Laiuse (Lais); 39. Palamuse (Bartholomäi); 40. Kursi (Talkhof); 41. Põltsamaa (Oberpahlen); 42. Pilstvere (Pillistfer); 43. Türi (Turgel); 44. Väandra (Fennern); 45. Pärnu-Jaagupi (St. Jakobi); 46. Vigala (Fickel); 47. Mihkli (St. Michaelis); 48. Lihula (Leal); 49. Karuse (Karusen); 50. Hanila (Hannehl); 51. Muhu (Moon); 52. Varbla (Werpel); 53. Tõstamaa (Testama); 54. Audru (Audern); 55. Pärnu (Pernau); 56. Tori (Torgel); 57. Suure-Jaani (Gr. St. Johannis); 58. Kõpu (Köppo); 59. Viljandi (Fellin); 60. Kolga-Jaani (Kl. St. Johannis); 61. Äksi (Ecks); 62. Maarja-Magdaleena (Marien-Magdalenen); 63. Kodavere (Koddafer); 64. Tartu-Maarja (St. Marien); 65. Võnnu (Wendau); 66. Kambja (Kamby); 67. Nõo (Nüggen); 68. Puhja (Kawelecht); 69. Rannu (Randen); 70. Rõngu (Ringen); 71. Otepää (Odenpäh); 72. Tarvastu (Tarwast); 73. Paistu (Paistel); 74. Halliste (Hallist); 75. Saarde (Saara); 76. Häädemeeste (Gudmannsbach); 77. Karksi (Karkus); 78. Helme (Helmet); 79. Sangaste (Theal); 80. Urvaste (Anzen); 81. Kanepi (Kannapäh); 82. Põlva (Pölwe); 83. Räpina (Rappin); 84. Lobodka (Lobodka); 85. Petseri (Petschur); 86. Irboska (Isborsk); 87. Pangevitsa (Pankowitschi); 88. Vastseliina (Neuhausen); 89. Rõuge (Rauge); 90. Karula (Karolen); 91. Hargla (Harjel); 92. Valga (Walk); 93. Reigi (Roicks); 94. Pühalepa (Pühhalep); 95. Keina (Keinis); 96. Emaste (Emmast); 97. Karja (Karris); 98. Jaani (St. Johannis); 99. Pöide (Peude); 100. Valjala (Wolde); 101. Püha (Pyha); 102. Kaarma (Karmel); 103. Mustjala (Mustel); 104. Kärla (Kergel); 105. Kihelkonna (Kielkond); 106. Anseküla (Anseküll); 107. Jamaja (Jamma).

c) Als kleinste Raumeinheiten, die sich aber für die Heimatsforschung wenig eignen, sind die Gemeinden (vald) zu nennen. Sie sollen den alten „Marken“ (vald?) entsprechen¹. Gemeinden gibt es heute in ganz Eesti 378, mit einer mittleren Flächengrösse von 126 qkm. Eesti zeigt also diesbezüglich mehr

1) P. Johansen, a. a. O. S. 4.

nordeuropäischen Charakter. In Schweden¹ beträgt die Durchschnittsgrösse der Gemeinden 178 qkm. Das estnische Mittel steht also hinter dem west- und mitteleuropäischen Mittel stark zurück, wo die betreffenden Werte meistens unter 30 qkm bleiben. Deutschland z. B. wies im Jahre 1910 einen Wert von 7·1, Belgien 11·2, Frankreich 14·7, Ungarn 22·5, die Niederlande 30·5 qkm auf. Über 100 qkm zeigte z. B. noch Griechenland (146); und ungewein gross waren die Gemeinden in Nord- und Ost-Russland, nämlich 200—800 qkm².

Eesti für sich betrachtet weist mittlere Verhältnisse auf. Eine geographische Anordnung der statistischen

Kreise	Zahl der Gemeinden ³					Zusammen
	unter 30 qkm	30—100 qkm	100—200 qkm	200—300 qkm	über 300 qkm	
Lääne	—	15	16	3	1	35
Järva	—	5	11	4	—	20
Viru	—	8	23	10	1	42
Pärnu	1	16	21	4	—	42
Viljandi	3	22	8	5	—	38
Võru	5	35	4	2	—	46
Saare	1	—	13	4	—	18
Valga	3	11	6	—	—	20
Harju	3	12	21	5	2	43
Tartu	6	35	18	3	1	63
Petseri ⁴	11
E E S T I . . .	22	159	152	40	5	378

1—2) H. Wagner, a. a. O. S. 123.

3) Obwohl die statistischen Angaben einiger Gemeinden zusammen mit einigen anderen mitgeteilt sind, habe ich sie in dieser Tabelle, nach Abschätzung ihrer Grösse auf der Karte, gesondert angeführt.

4) Genauere Angaben über den Petseri-Kreis fehlen. Zu bemerken sei bei dem Kreis Petseri ferner, dass die vorhandenen statistischen Angaben stets den Stand vom Jahre 1922 anführen, obwohl später im Süden des Kreises durch Grenzberichtigung der südliche Teil der Gemeinde Laura an Lettland abgetreten worden ist.

Angaben¹ lässt erkennen, dass in Eesti etwa 300 Gemeinden eine Flächengrösse von 30—200 qkm haben. Unter 30 qkm sind nur etwa 20 Gemeinden, zwischen 200—300 40, und über 300 qkm gar nur 5. Die absolut grössten Gemeinden, nämlich Keila im Harju-Kreis und Kõrgesaare im Lääne-Kreis, haben 320·9 bez. 320·5 qkm, und die absolut kleinsten: die Insel Ruhnu (Runõ) 10·7, und Nehatu im Harju-Kreis 16·9 qkm. Durch die grössten Gemeinden zeichnet sich der Kreis Viru aus, und durch die kleinsten Võru, Viljandi und Valga. — Das genaue Studium könnte auch vom geographischen Standpunkte aus einiges Licht auf diese Fragen werfen. Es wäre auch das Verhältnis zwischen Wirtschaftsleben und Gemeindegrösse zu ermitteln. Der landwirtschaftlich bedeutendere Süden des Landes scheint eine grössere Zahl von Gemeinden aufzuweisen.

2. Siedlungsformen.

Das siedlungsgeographische Bild Eestis äussert sich in seinen Siedlungsformen. Als Siedlungsformen des estnischen Siedlungsraumes sind a) die Gesinde als Einzelhöfe (Einzelsiedlungen), b) Dörfer, c) Flecken und d) Städte zu nennen.

1. Wie überhaupt im Baltikum im e. S., ist hier das Vorherrschen der **Einzelsiedlungen** charakteristisch. In dieser Hinsicht trägt Eesti wie Lettland nordischen Charakter, indem auch in Skandinavien der Einzelhof die herrschende Grundform der ländlichen Besiedlung ist². Von den baltischen Einzelhöfen spielen siedlungsgeographisch besonders die *Bauernhöfe*, die sog. *Gesinde* (siehe Abb. 71), eine wichtige Rolle, indem sie etwa 40% der Gesamtfläche einnehmen. Zu Beginn des 20. Jahrhunderts gab es in Estland 11.992 Gesinde mit einem Gebietsumfang von 775.730 ha, in Livland 22.498 mit 1.347.428 ha und in Kurland 28.281 mit 981.337 ha. Die entsprechenden Prozentzahlen beliefen sich auf 40·2, 39·2 und 37% der Gesamtfläche. Ihre Durchschnittsgrösse war bei den Gesinden, die zu den Rittergütern³ gehörten, etwa 53·62 ha, wodurch sie sich scharf von den

1) Eesti Riigi Statistika Valjaannete Kogu, Esimese Üldrahvalugemise Eelkokkuvõtted. Bureau Central de l'Estonie, Résultats Préliminaires du Recensement de 1922. Tallinn [Reval] 1923. S. 49—66.

2) G. Braun, Die nordischen Staaten. Breslau 1924. S. 50.

3) Diese Gesinde waren bis zur zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts noch kein Eigentum der Bauern, sondern diese pachteten sie nur von den

Nachbargebieten Russlands und auch von Westeuropa unterschieden, wie dies V. Tornius¹ ausdrücklich betont.

Interessant ist, dass die Gesinde, trotz ihrer grossen Verbreitung, nicht die typische, ursprüngliche Siedlungsform der Esten sind, sondern erst in neuerer Zeit auftraten. Sie wurden zielbewusst durch die deutschen Gutsherrn geschaffen, um „das Gemeinsamkeitsgefühl der Bauern zu schwächen“, da „es leichter war mit dem Einzelnen, als mit der Gesamtheit fertig zu wer-



Abb. 71. Reicher Bauernhof (Gesinde) in Viljandimaa [Felliner Kreis]. (Übernommen aus dem Sammelwerk „Eesti“ mit Genehmigung des Kultusministeriums.) Zu S. 175.

den“². Das Verbreitungsgebiet der Einzelhöfe lässt zwei verschiedene ethnographische bez. historische Momente erkennen. Auf der Johansen'schen Karte (siehe Abb. 72) befindet sich das ältere Gesindegebiet im Süden des Landes, in dem Kreis Võru (E). Dies lässt ausgesprochenen lettischen Einfluss erkennen;

Gutsherren. Erst seit den 60-er Jahren hatten die Bauern das Recht, ihre Pachthöfe käuflich zu erwerben.

1) V. Tornius, Die Baltischen Provinzen. 3. Aufl. (Aus Natur und Geisteswelt.) Leipzig 1918. S. 82.

2) P. Johansen, a. a. O. S. 53.

dagegen ist das nördlich von diesem Gebiet gelegene Zentral-Eesti (D), zwischen Viljandi und Tartu, ein relativ recht junges Einzelhofgebiet, und wurde vorher von Haufendörfern eingenommen. Dieses zweite Gebiet ist erst um die Mitte des 19. Jahrhunderts entstanden. Einen wesentlichen Unterschied gibt es zwischen diesen Einzelhofgebieten insofern, als sich in dem südlichen die Gesinde der Landschaft anpassen, also an einen Fluss, einen See oder ein Wäldchen gebunden sind; während sie in dem anderen Gebiet nicht an Landschaftselemente angeschmiegt erscheinen, sondern sich inmitten der Felder zu finden pflegen¹.

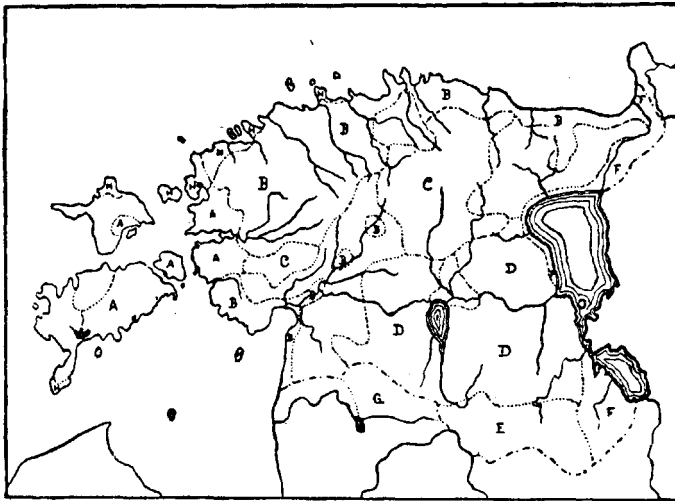


Abb. 72. Karte der Siedlungsgebiete Eestis nach P. Johansen. Zu S. 176.

2. Die zweite Siedlungsform bilden die **Dörfer**. Sie spielten im 13. Jahrhundert noch eine weit grössere Rolle, im Gegensatz zu heute, wo die Einzelhöfe die Überhand haben. Heute werden mehrere solche Einzelsiedlungen zu einem Dorfe (küla) gezählt². Die „Dorftypen“ Eestis lassen im Westen schwedischen, im Osten russischen Einfluss erkennen. Dort sind die Haufendörfer (A) bezeichnend, hier wiederum die Strassendörfer (F). Zwischen diesen Randgebieten liegt das Verbreitungsgebiet der estnischen Dorftypen. Im wesentlichen lassen sich heute im Norden des Verbreitungsgebietes die Kerndörfer (B), und

1) P. Johansen, a. a. O. S. 48.

2) P. Johansen, a. a. O. S. 47.

im Süden die verschiedensten Formen vom Reihendorf bis zur haufendorfähnlichen Siedlungsform beobachten¹.

Die Kerndörfer sind mehr „offene“ Siedlungsformen und weisen einen alten Dorfkern auf, um den herum in weiterem Abstand die Gutsherren neue Höfe (Gesinde) aufkommen liessen². Die Gesinde können aber — wie vorher gezeigt — auch selbständige Einheiten bilden. Den zweiten Typus bilden die verschiedenen

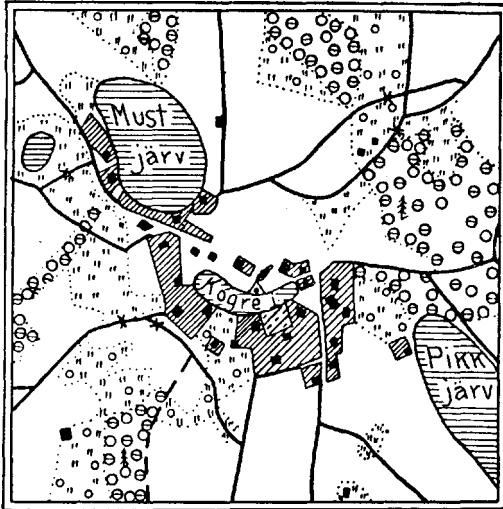


Abb. 73. Bogendorf Tsołgu im Kirchspiel Põlva [Põlwe] in Võrumaa [Werroscher Kreis]. (Übernommen aus „Võrumaa“ mit Genehmigung der Eesti Kirjanduse Selts [Estonischen Literaturgesellschaft].)

Formen vom Reihendorf bis zur haufendorfähnlichen Siedlungsform. Durch die Terrainplastik bedingt, zeigen die Reihendörfer bald krumme Linienform, Bogenform (siehe Abb. 73—74) oder geschlossene Figur; oder sie sehen auch aufgelockerten Haufendörfern gleich³. Eine besondere Form dieser Formengruppe bilden die *Rispendörfer* von Rumma (siehe Abb. 75), die er für den Kreis Tartu beschrieben hat. Bei den

Rispendörfern stehen „die Wohnhäuser zwar längs des grossen Weges, aber nicht an seinem Rande, sondern einige hundert Meter von ihm entfernt. Mit dem grossen Wege ist jedes Wohnhaus durch einen kleinen Seitenweg, der gewöhnlich mit Bäumen besäumt ist, verbunden. Solche Dörfer sind für die zwischen den Urstromtälern befindlichen Ebenen, wo der Verkehr nicht gehindert ist, charakteristisch“⁴.

1) P. Johansen, a. a. O. S. 50.

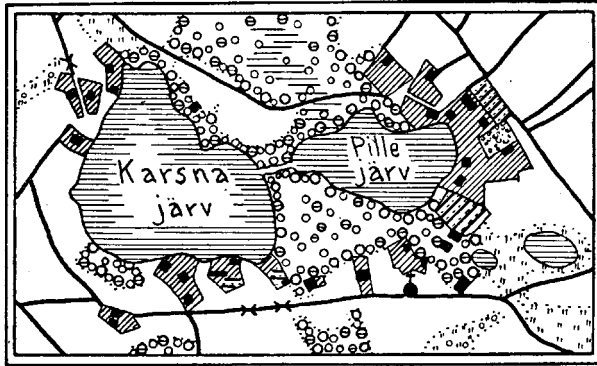
2) P. Johansen, a. a. O. S. 50—54.

3) P. Johansen, a. a. O. S. 52.

4) J. Rumma, a. a. O. S. 14.

3. Eine noch höhere Kategorie von Siedlungen vertreten die **Flecken**. Sie stehen schon nicht mehr unter der Leitung

der Gemeinde, sondern bilden eine administrative Einheit für sich und besitzen eine gewisse Selbstverwaltung. Ihre Bevölkerungszahl ist recht verschieden. Der grösste Flecken unter allen 20 ist Nõmme (Nõmme) im Kreise Harju mit 5.151 Einwohnern, und der kleinste Võõbsu



(Wõbs) im Kreise Võru mit 497 Einwohnern. Die Verteilung der Flecken Estis auf die einzelnen Kreise zeigt folgende Zusammenstellung¹:

Jõhvi (Jewe)	1.619 Einw.	} Viru
Kunda (Kunda)	2.309 "	
Narva-Jõesuu (Hungerburg).	2.334 "	
Tapa (Taps)	2.398 "	} Järva
Türi (Turgel)	2.101 "	
Nõmme (Nõmme)	5.151 "	→ Harju
Kärdla (Kertel) auf Hiiumaa (Ösel)	1.578 "	→ Lääne
Kilingi-Nõmme (Kilingi-Nõmme)	1.092 "	} Pärnu
Mõisaküla (Moiseküll)	1.901 "	
Sindi (Zintenhof)	1.609 "	
Põltsamaa (Oberpahlen)	2.104 "	} Viljandi
Suure-Jaani ² (Gross-St.Johannis)	966 "	

1) Eesti Riigi Stat. Väljaann. Kogu, Esimese Üldrahvalugemise Eelkokkuvõtted etc. S. 49–60.

2) Riigi Stat. Keskb., 1922 a. Üldrahvalug. Andmed, Vihk IX: Viljandi maakond. — Bureau Central de Statistique de l'Estonie, Résultats du Recensement de 1922, Tome IX: Arrondissement Viljandi [Fellin]. Tallinn [Reval] 1924. S. 2.

Jõgeva (Laisholm)	910	”	} Tartu
Kallaste (Krassnaja Gora).	1.627	”	
Mustvee (Tschorna)	2.745	”	
Otepää (Odenpäh)	1.774	”	
Elva ¹ (Elwa)	1.262	”	
Tõrva (Törwa)	1.806	” →	Valga
Antsla (Anzen)	920	”	} Võru
Võõbsu (Wöbs)	497	”	

In den Kreisen Saare (Ösel) und Petseri gibt es keine Flecken; der Kreis Tartu dagegen ist an solchen besonders reich.

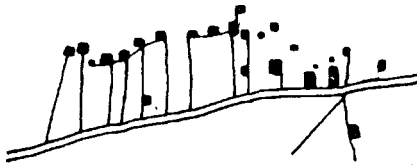


Abb. 75. Das Rispendorf Kivijärve in Laiuse [Lais]. (Übernommen aus „Tartumaa“ mit Genehmigung der Eesti Kirjanduse Selts [Estnischen Literaturgesellschaft].) Zu S. 178.

4. Die höchste Kategorie der Siedlungsformen repräsentieren die **Städte**, die wir aber wegen ihrer grösseren Bedeutung in einem besonderen Kapitel behandeln wollen. Ihre Grössen-kategorien, ihr städtemorphologischer und physiognomischer Typus, ihr demographisches Bild, ferner

ihr geomorphologischer Charakter, ihre wirtschaftsgeographische Lage und Charakter wären hier von besonderem städtegeographischem Interesse.

3. Städte².

Obwohl Eesti wirtschaftsgeographisch als eine Agrarland-schaft erkannt wurde, nimmt es ebenso wie Lettland in bezug auf die Prozentzahl seiner Stadtbewohner den angrenzenden russischen Gouvernements gegenüber eine Sonderstellung ein³. In Estland, Livland und Kurland betrug die Prozentzahl der Stadtbewohner etwa 20—30, in den angrenzenden Gouvernements dagegen, St. Petersburg ausgenommen, 6—15, wie dies aus der folgenden Zusammenstellung ersichtlich ist:

1) Riigi Stat. Keskb., 1922 a. Üldrahvalug. Andmed, Vihk X: Tartu ja Valga maakonnad etc. S. 6.

2) Dieses Kapitel ist zum Teil ein Auszug aus meiner Arbeit „Der wirtschaftsgeographische Charakter der Städte der Republik Eesti“. — Publicat. Instit. Univ. Dorpat. Geogr. № 3. Tartu (Dorpat) 1925.

3) M. Haltenberger, Gehört das Baltikum etc. S. 16—17.

Estland	19·0 %	Suwalki	13·2 %
Livland	29·4 „	(St. Petersburg) . . .	(72·5) „
Kurland	24·6 „	Plėskau	6·3 „
Kowno	10·0 „	Witebsk	14·8 „
Wilna	12·6 „		

Die Städte Estis sind im allgemeinen kleinere Siedlungsformen. Ihre bescheidene Grösse veranlasst uns, abweichend von den üblichen¹ mitteleuropäischen Grössenkatēgien, sie in der Weise festzulegen, dass wir als estnische Grossstädte diejenigen über 50.000 Einwohner bezeichnen, als Mittelstädte die zwischen 30.000 und 10.000 Einwohnern, Kleinstädte zählen weniger als 10.000, aber mindestens 3.000 Einwohner, endlich Zwergstädte bis zu etwa 1.000 Einwohnern. Die 13 Städte² Estis verteilen sich bei diesen Grössenkatēgien, wie folgt:

	Einw.
I. Grossstädte (über 50.000 E.)	*Tallinn (Reval) 123.534 *Tartu (Dorpat) 50.055
II. Mittelstädte (zwischen 50.000 u. 10.000 E.)	Narva (Narwa) 27.022 *Pärnu (Pernau) 18.521 *Valga (Walk) 10.853
III. Kleinstädte (zwischen 10.000 u. 3.000 E.)	*Viljandi (Fellin) 9.045 *Rakvere (Wesenberg) . . . 7.663 *Võru (Werro) 5.075 *Haapsalu (Hapsal) 4.251 *Kuressaare (Arensburg) . . . 4.038
IV. Zwergstädte (unter 3.000 E.)	*Paide (Weissenstein) . . . 2.976 *Petseri (Petschur) 2.011 Baltiski (Baltischport) . . . 1.053

1) Hermann Wagner, Lehrbuch der Geographie. II. Band. Länderkunde von Europa. Erste Abteilung. Allgemeine Länderkunde von Europa. Hannover und Leipzig 1915. S. 124—126.

2) Diese statistischen Angaben beruhen auf der Volkszählung von 1922, und sind nicht zu verwechseln mit den Angaben der Polizeiamter, wo bedeutend höhere Zahlen genannt werden, wie z. B. bei Viljandi, Tartu und Tallinn (14.976 statt 9.405; 54.782 statt 50.055; 127.566 statt 123.534). — Siehe: Eesti Riigi Statistika Väljaannete Kogu, Esimese Üldrahvalugemise Eelkokkuvõtte. — Bureau Central de Statistique de l'Esthonie, Résultats Préliminaires du Recensement de 1922. Tallinn [Reval] 1923. S. 20—21.

Im allgemeinen überwiegen die Klein- und Zwergstädte, und ihre Zahl soll nach der Bestimmung des Innenministers¹ noch wesentlich vermehrt werden, da es auf Wunsch des Städteverbandes genehmigt wurde, dass sämtliche Flecken, die mehr als 2.000 Einwohner haben, auf Grund einer lokalen Abstimmung Stadtrechte erhalten können. Auf diese Weise wird die jetzige Zahl der Klein- und Zwergstädte (8) auf 21 steigen, und es gäbe im Lande insgesamt 26 Städte. Also statt 61·5% würden die Klein- und Zwergstädte über 80% der städtischen Siedlungen ausmachen. — Die erwähnten heutigen 13 Städte des Landes sind vor allem administrative Zentren, der Sitz der Verwaltung der 11 Kreise. Nur Narva² und Baltiski sind keine Kreisstädte; ich habe sie in der obigen Aufzählung ohne Stern gelassen.

Der **städtmorphologische Typus** der estnischen Städte lässt vor allem das Schema der ostdeutschen und osteuropäischen Kolonistenstädte erkennen. Hier zeigt der Grundriss der Städte eine mehr *rechtwinklige* Anordnung der Strassen des mittelalterlichen Stadtkerns, der dann von einer ovalen Festungsmauer umgeben war. Es ist hier also nicht der westdeutsche Stadttypus mit seinen scheinbar ganz unregelmässigen Strassen üblich, die aber in ihren engen und krummen Gassen doch ein radiales Grundrisschema zu erkennen gestatten. Pärnu, Tartu (siehe Abb. 76—78) lassen sehr deutlich den ostdeutschen und osteuropäischen Grundrisscharakter erkennen, besonders schön aber Pärnu. Bei Narva verwischt sich das Bild schon mehr, obwohl der ovale Stadtkern auch hier noch leicht zu erkennen ist. — Von unregelmässigem Typus sind die drei mittelalterlichen Stadtkerne Tallinns (siehe Abb. 79), aus deren allmählichem Zusammenwachsen der heutige Grundriss der Stadt, ausser der Oberstadt auf dem Domberg, entstand. Bei diesen drei Stadtkernen der Unterstadt, deren Mauer noch recht gut erhalten ist, lässt sich einigermaßen eine *radiale* Anordnung der Strassen erkennen, was sich auch aus der Herkunft seiner alten Ansiedler aus Westfalen und Niedersachsen (westdeutsch. Typus) erklären lässt. — Ganz modernen Grundriss weisen Baltiski

1) Verordnung des Innenministers vom 16. Oktober 1925, Nr. 1288.

2) Narva, dessen grösster Teil früher zum Gouvernement St. Petersburg gehörte, wurde erst während der Selbständigkeit Estis dem Kreise Viru (Wierland) angegliedert, aber das kleinere Rakvere (Wesenberg) blieb auch weiterhin die Kreisstadt.

(siehe Abb. 80) und Vöru auf. Die fast *schachbrettförmige* Anordnung der Strassen ist ein Zeichen ihres jugendlichen Charakters¹. — Das heutige Stadtbild der estnischen Städte zeichnet sich schon durch die parallel angelegten Strassenzüge der neueren Stadtteile aus, in allen Fällen lässt sich aber noch der alte Stadtkern trotz der meistens schon verschwundenen Stadtmauern

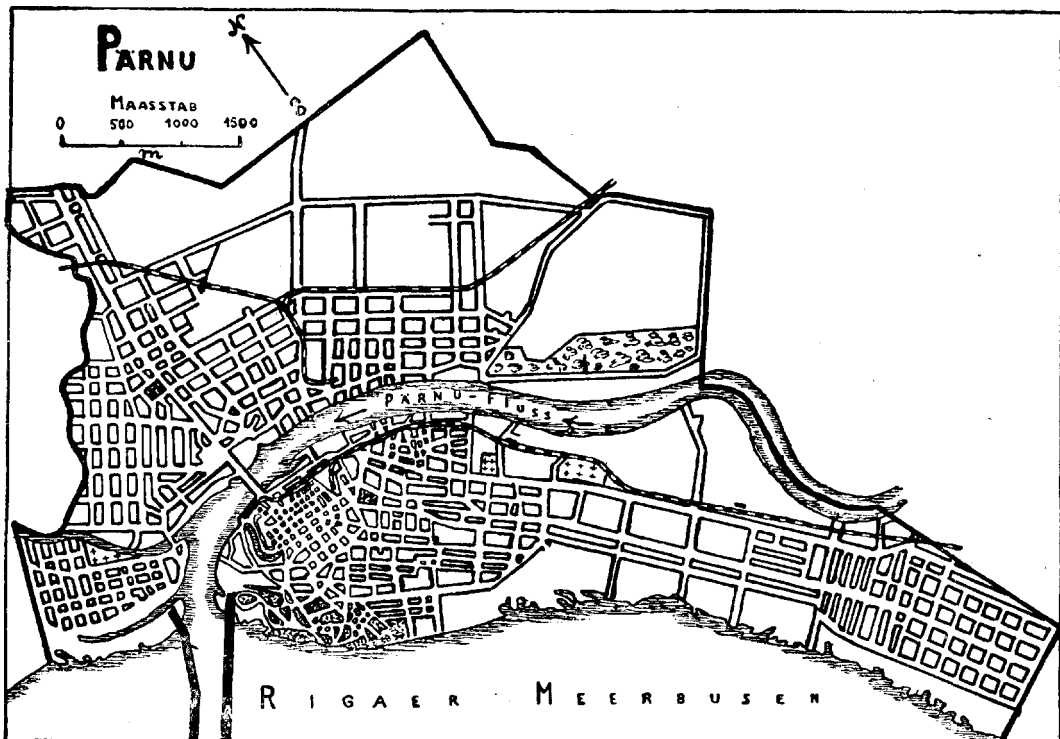


Abb. 76. Stadtplan von Pärnu [Pernau]. Zu S. 182.

in seinem Grundrissbilde erkennen. Es wäre unbedingt wünschenswert, den städtegeographischen Fragen Estis näherzutreten, da man eben in einem solchen Lande, wo so verschiedene Einflüsse (dänische, deutsche, schwedische, russische etc.) Land und Volk betroffen haben, diese Einflüsse auch in der Siedlungsweise der Städte beobachten kann. Als Anfangsarbeiten sind diejenigen von E. Kant und E. Pipenberg zu nennen.

1) Riigi Stat. Keskb., Eesti Stat. Album etc. S. 3—6.

E. Kant¹ untersuchte den Stadtkern von Tartu und unternahm auch Beobachtungen über den Strassenverkehr der Stadt. E. Pipenberg² gab wiederum ein städtemorphographisches Bild über

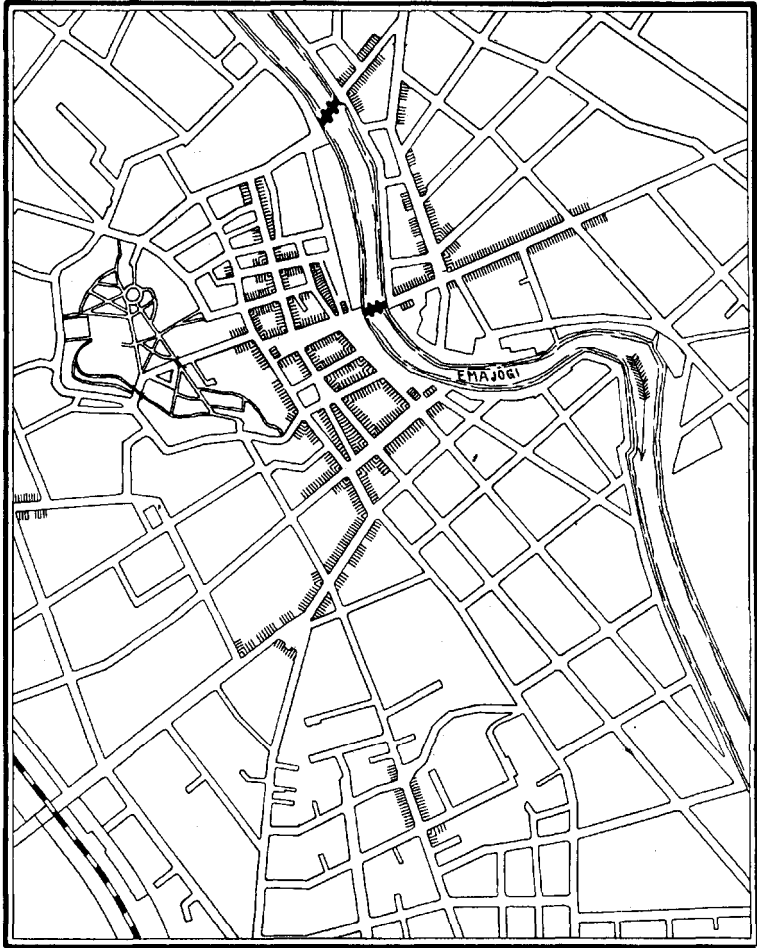


Abb. 77. Stadtplan von Tartu [Dorpat]. (Übernommen aus „Tartumaa“ mit Genehmigung der Eesti Kirjanduse Selts [Estnischen Literaturgesellschaft].) Zu S. 182.

1) E. Kant, Tartu linna süda. [Der Stadtkern von Dorpat.] — Zeitschr. „Loodus“ [Die Natur], Tartu [Dorpat], 1924. № 1, S. 1—12, und № 2, S. 82—96.

2) E. Pipenberg, Eine städtemorphographische Skizze der estnischen Hafenstadt Pärnu (Pernau). — Publicat. Instit. Univ. Dorpat. Geogr. Tartu (Dorpat) 1926. № 15.

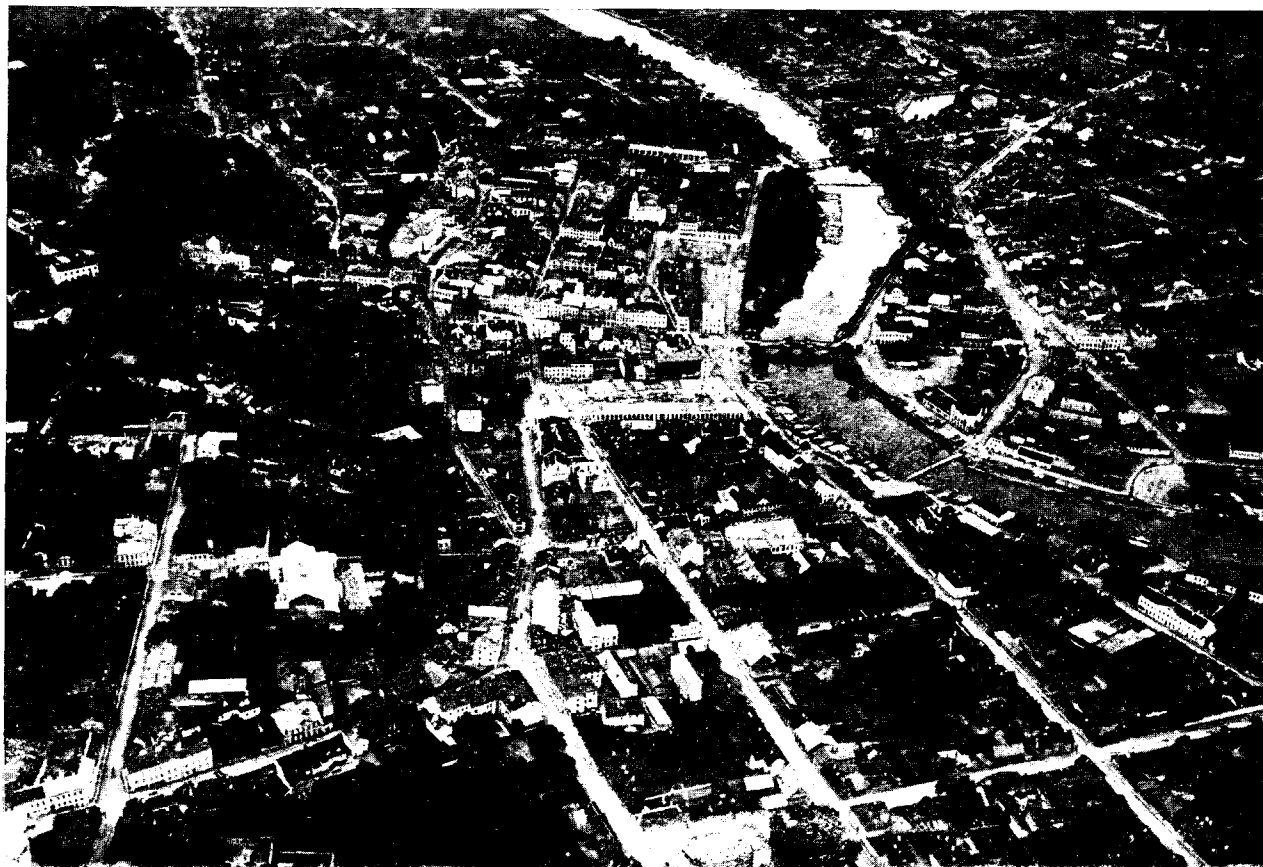


Abb. 78. Pfliegeraufnahme von Tartu [Dorpat]. (Übernommen aus „Tartumaa“ mit Genehmigung der Eesti Kirjanduse Selts [Estnischen Literaturgesellschaft].) Zu S. 152.

die Hafenstadt Pärnu, wo besonders der Grundriss der Stadt recht eingehend behandelt wurde. — Es wäre eine dankbare Aufgabe, auch das „physiologische Leben“ der Städte zu beleuchten, wie auch überhaupt die Städte geographisch eingehend zu behandeln. Immer sind aber nach K. Hassert¹ „die Geschichte, die geographische Lage, das Alter, die Grösse und der Sinn der

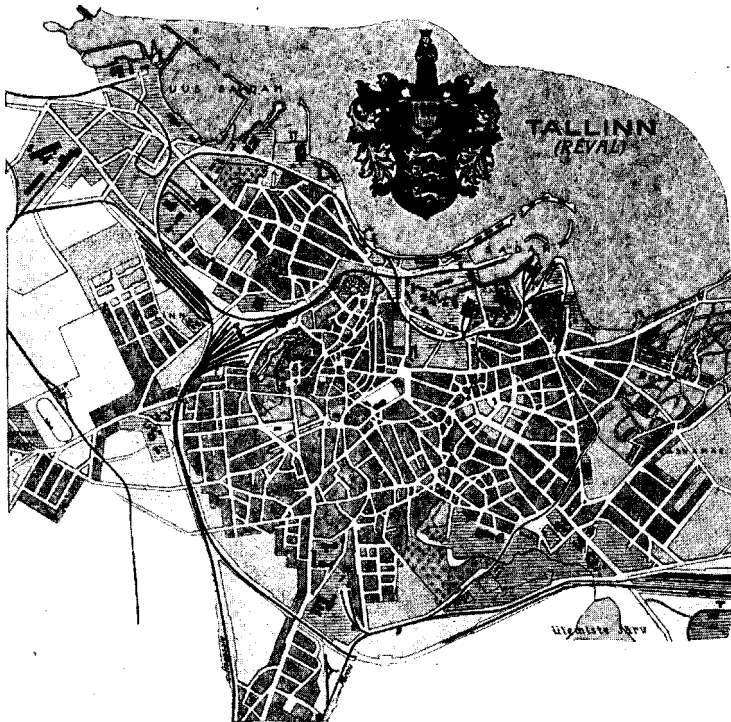


Abb. 79. Stadtplan von Tallinn [Reval]. Zu S. 182.

Bürger“ im Auge zu behalten, denn nur diese Momente zusammen gestatten das Stadtbild wissenschaftlich zu erklären.

Die Physiognomie der Städte verrät den eigenartigen Siedlungscharakter des Baltikums im e. S. Die deutsche Kultur, die deutsche Stadtbauweise (siehe Abb. 81) äussert sich in den älteren Städtebauten und in ihren älteren Stadtkernen, und erst

1) K. Hassert, Die Städte geographisch betrachtet. (Aus Natur und Geisteswelt.) Leipzig 1907. S. 93.

die neueren Teile der Städte zeigen russischen Einfluss¹. Das Baltikum im e. S. hat diesbezüglich norddeutschen Charakter, da die Backsteingotik dort ebenso bezeichnend ist, wie hier; seit Beginn des 19. Jahrhunderts hat aber auch der russische sog. alexandrinische Stil Platz gegriffen; macht doch Tallinn einen norddeutschen Eindruck, dagegen erinnert uns Tartu mit seinen Universitätsgebäuden im klassizistischen Empirestil schon an die Nähe Russlands (siehe Abb. 82). — Ganz anders erscheint wiederum die Stadt Petseri im Südosten des Landes; dort verrät der russische Charakter der Stadt auch seine ganze geschichtliche Vergangenheit. Petseri war immer russisch, und gehört erst neuerdings zu Eesti.

Bezüglich der Demographie der estnischen Städte beschränke ich mich nur auf einzelne Angaben über den Nationalitäts- und konfessionellen Charakter der Städte, wie auch über die Zunahme der Bevölkerungszahl.

Der *Nationalität* nach weisen die meisten Städte eine estnische Bevölkerung von über 80% auf. Ausnahmen bilden vor allem Petseri (33·8%) und Narva (65%). In Petseri findet sich eine überwiegend russische (63·2%), und in Narva eine bedeutende (29·5%) russische Bevölkerung. Valga zeichnet sich weiterhin durch eine recht ansehnliche lettische (15·2), und Kuressaare durch die im ganzen Lande grösste deutsche Bevölkerung (11·9) aus, wie dies auch aus der folgenden Tabelle für das Jahr 1922 zu ersehen ist²:

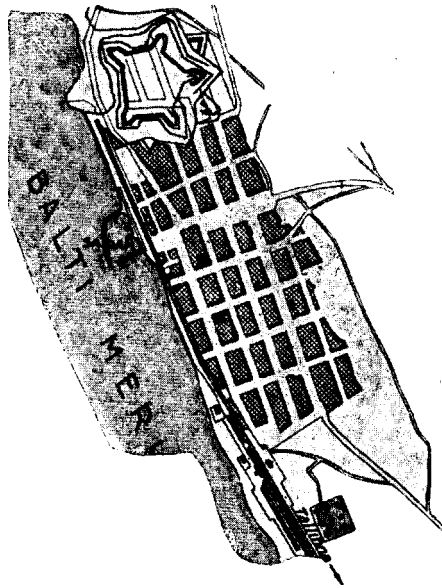


Abb. 80. Stadtplan von Baltiski [Baltischport]. Zu S. 183.

1) M. Friederichsen, Finnland, Estland und Lettland, Litauen. (Jedermanns Bücherei). Breslau 1924. S. 75.

2) Siehe Anm. 2 auf S. 190.



Abb. S1. Totalansicht von Tallinn [Reval]. Zu S. 186.

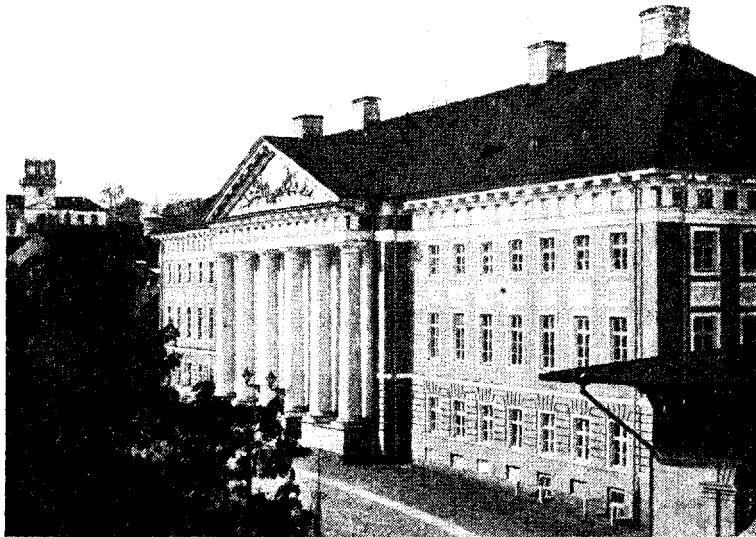


Abb. S2. Tartu [Dorpat]. Universität. Zu S. 187.

Städte	Esten		Russen		Deutsche		Juden		Andere		Zusammen	
	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%
Viljandi . . .	8.667	92·3	124	1·3	332	3·5	131	1·4	142	1·5	9.396	100
Baltiski . . .	961	91·3	31	2·9	41	3·9	—	—	20	1·9	1.053	100
Paide	2.693	90·4	61	2·0	175	5·9	12	0·4	39	1·3	2.980	100
Rakvere	6.885	89·9	304	4·0	256	3·3	101	1·3	114	1·5	7.660	100
Pärnu	16.440	88·9	494	2·7	1.030	5·6	236	1·3	281	1·5	18.481	100
Võru	4.480	83·3	163	3·2	188	3·7	118	2·3	128	2·5	5.077	100
Haapsalu . . .	3.597	84·6	178	4·2	304	7·2	9	0·2	163	3·8	4.251	100
Tartu	42.459	84·5	2.570	5·1	3.210	6·4	1.115	2·2	902	1·8	50.256	100
Tallinn	102.568	83·9	7.513	8·1	6.904	5·7	1.929	1·6	3.505	2·7	122.419	100
Kuressaare . .	2.666	79·3	156	4·6	401	11·9	39	1·2	102	3·0	3.364	100
Valga	6.997	74·0	443	4·7	182	1·9	393	4·2	1.440	15·2	9.455	100
Narva	17.501	65·0	7.927	29·5	502	1·9	318	1·2	664	2·4	26.912	100
Petseri	680	33·8	1.273	63·2	6	0·3	2	0·1	52	2·6	2.013	100

Die *Konfession* der Städte ist überwiegend lutherisch. Ausnahmen sind auch hier nur Petseri, Narva, Kuressaare, Valga, wie auch noch Pärnu, mit einer bedeutenden Prozentzahl Orthodoxer, was folgende Tabelle für das Jahr 1922 zeigt¹:

Städte	Lutherisch		Orthodox		Katholisch		Mosaisch		Konfessionslose u. andere		Zusammen	
	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%
Rakvere	6.900	90·3	477	6·2	8	0·1	105	1·4	170	2·0	7.660	100
Paide	2.671	89·6	217	7·3	9	0·3	12	0·4	71	2·4	2.980	100
Viljandi	8.351	88·8	783	8·3	8	0·1	129	1·4	129	1·4	9.400	100
Võru	4.420	87·1	442	8·7	15	0·3	122	2·4	78	1·5	5.077	100
Baltiski	913	86·7	105	10·0	2	0·2	—	—	33	3·1	1.053	100
Tartu	44.999	85·8	4.744	9·5	218	0·4	1.122	2·3	1.006	2·0	50.089	100
Tallinn	101.112	83·0	15.378	12·7	983	0·8	1.963	1·6	2.324	1·9	121.760	100
Haapsalu	3.223	75·8	669	15·7	21	0·5	9	0·2	329	7·8	4.251	100
Valga	6.446	68·2	2.454	25·9	69	0·7	395	4·2	91	1·0	9.455	100
Pärnu	12.618	68·2	5.246	28·4	58	0·3	238	1·3	339	1·8	18.499	100
Kuressaare . . .	2.129	63·3	1.093	32·5	18	0·5	40	1·2	84	2·5	3.364	100
Narva	16.811	62·6	9.055	33·7	269	1·0	320	1·2	390	1·5	26.845	100
Petseri	539	26·8	1.456	72·3	10	0·5	2	0·1	6	0·3	2.013	100

1) Siehe Anm. 2 auf S. 190.

Die *Bevölkerungszunahme* endlich ist bei Narva gross, und sehr schwach bei Baltiski. Im Verhältnis zum Jahre 1881, dessen Wert mit 100 gleichgesetzt wurde, ergab sich im Jahre 1922 folgendes Bild (in die erste Kolumne sind Städte mit über 200% Zunahme aufgenommen)¹:

Narva	265·1%	Tartu	167·0%
Valga	258·4 „	Paide	148·8 „
Tallinn	244·7 „	Haapsalu	147·5 „
Petseri	221·5 „	Pärnu	142·8 „
Rakvere	218·4 „	Kuressaare	116·9 „
Võru	188·2 „	Baltiski	112·9 „
Viljandi	176·6 „		

Die absoluten Zahlen in den Jahren 1881, 1897 und 1922 vergegenwärtigt folgende Tabelle, wobei bemerkt sei, dass in den einzelnen statistischen Büchern auch für dasselbe Jahr nicht immer dieselben Werte angegeben sind².

Städte	1881	1897	1922
Narva	10.195	16.599	27.022
Valga	4.200	10.922	10.853
Tallinn	50.488	64.572	123.534
Petseri	908	1.371	2.011
Rakvere	3.509	5.890	7.663
Võru	2.697	4.152	5.075
Viljandi	5.325	7.736	9.405
Tartu	29.974	41.308	50.055
Paide	2.000	2.507	2.976
Haapsalu	2.884	3.212	4.251
Pärnu	12.966	12.898	18.521
Kuressaare	3.454	4.603	4.033
Baltiski	933	900	1.050

1) Eesti Riigi Stat. Väljaann. Kogu, Esimese Üldrahvalug. Eelkokkuv. S. 20. Für Petseri berechnet nach den von der Stadt mitgeteilten statistischen Angaben.

2) Das rohe statistische Material der drei mitgeteilten Tabellen ist den folgenden statistischen Büchern entnommen, und die Prozentzahlen von mir hinzugefügt worden:

Riigi Statistika Keskbüroo, 1922 a. Üldrahvalugemise Andmed, Vihk II, IV, VI, VII-a, VII-b, VIII, IX, X; u. Järva Maakond. — Bureau Central de Statistique de l'Estonie, Résultats du Recensement de 1922, Tome II, IV, VI, VII-a, VII-b, VIII, IX, X; et Arrondissement Järva [Jerwen]. Tallinn [Reval] 1923—24.

Dem **geomorphologischen Charakter**¹ nach auffallend ist der Gegensatz zwischen Küstenstädten (Tallinn, Baltiski, Haapsalu, Pärnu, Kuressaare), glazialen Urstromtalstädten (Viljandi, Tartu, Valga, Petseri), sumpfigen Niederungsstädten (Paide), Glintstädten (Narva), Plateaustädten (Rakvere) und Moränenstädten (Võru). Allerdings vereinigen einige Städte auch mehrere

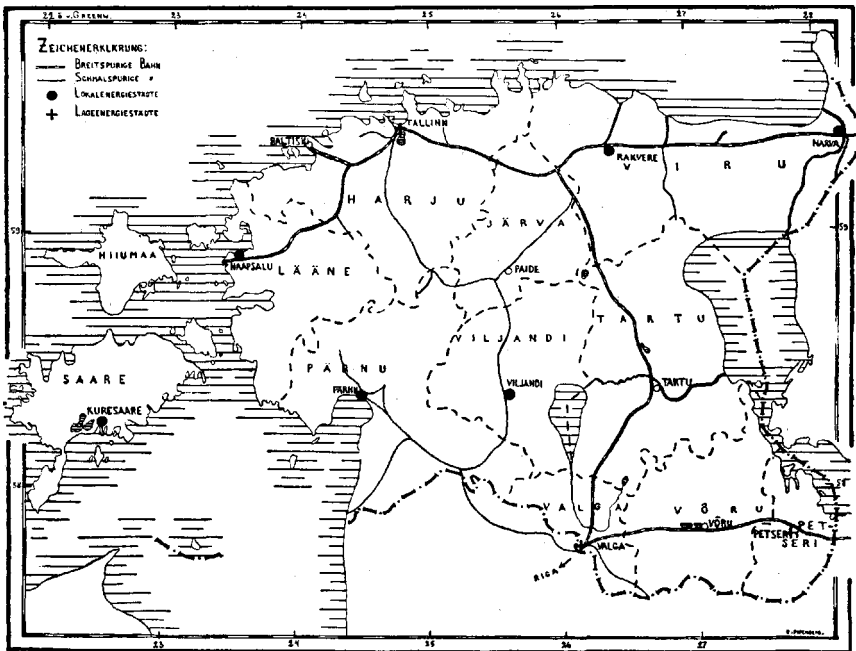


Abb. 83. Karte des wirtschaftsgeographischen Charakters der Städte Estlis.
Zu S. 192.

Typen in sich, wie z. B. Tallinn und Baltiski, die zu gleicher Zeit sowohl Küsten- wie auch Glintstädte sind.

Die Städte als Nervenknotten des Wirtschaftsorganismus sind Leiter des ganzen wirtschaftlichen Lebens. Der **wirtschaftsgeographische Charakter** der Städte lässt auch denjenigen des ganzen Staates erkennen. Es soll hier hauptsächlich die wirt-

1) Siehe die Karte im Massstab 1:1.000.000 von J. G. Granö, Eesti jäägsed kuhjatised ja ürgorud — Die eiszeitlichen Aufschüttungsformen und Urstromtäler Estlands, in J. G. Granö, Eesti maastikulised üksused; mit einem deutschen Referat: Die landschaftlichen Einheiten Estlands. Tartu [Dorpat] 1922.

schaftsgeographische Lage der Städte erörtert werden, aus der sich auch der ganze wirtschaftsgeographische Charakter der Städte ergibt. Die wirtschaftsgeographische Lage ist schon der Ausdruck der Wechselbeziehungen zwischen Wirtschaftsraum und wirtschaftstreibendem Menschen. Sie ist nicht mehr ein topographischer Begriff, sondern ein wahrhaft geographischer, und zwar mit hauptsächlich wirtschaftlichem Inhalt. Dieser wirtschaftsgeographischen Lage nach zeichnet sich die eine Gruppe der Städte durch Lokalenergie, und die andere durch Lageenergie aus. Wenn eine Siedlung ihren Lebensunterhalt schon in der natürlichen Ausstattung ihrer Umgebung findet, sprechen wir von der „Lokalenergie“ dieser Siedlung; falls aber ihre wirtschaftliche Bedeutung ihr nur durch die Lage zukommt, haben wir es mit der „Lageenergie“ zu tun.

Der wirtschaftsgeographischen Lage nach **Lokalenergiestädte** sind in Eesti Viljandi, Pärnu, Narva, Haapsalu, Kuressaare und Rakvere. Mit Naturgaben ausgestattet, kommt ihnen unbedingt eine wirtschaftsgeographische Bedeutung zu. (Siehe Abb. 83.)

Viljandi ist dank seiner landwirtschaftlichen Lokalenergie das wichtigste Ackerbauzentrum der Republik. Es ist die Sammelstelle der landwirtschaftlichen Produkte der Umgebung, was auch in seinem Handel zum Ausdruck kommt. Korn, Flachs und Pferde sind für seinen Markt bezeichnend.

Einigermassen landwirtschaftlichen Charakter hat ferner noch die Küstenstadt *Pärnu*. Hier spielt freilich schon eher die Waldwirtschaft des Kreises Pärnu eine wesentliche Rolle, daneben aber könnten auch die Torfmoore genannt werden, dank denen die Stadt den früheren industriellen Anstrich bekommen wird, indem durch Vergasung der Torfmoore elektrische Kraft gewonnen werden kann¹. Elektrische Kraft kann auch durch die Aufstauung des Pärnu-Flusses erzeugt werden.

Neben Viljandi und Pärnu kommt als sehr wichtige Lokalenergiestadt noch *Narva* in Betracht. Narva vertritt aber einen grundverschiedenen Typus, da es eine ausgesprochene Industriestadt ist. 45.4% der Bevölkerung beschäftigt sich mit Industrie, wogegen die Anzahl der anderen Erwerbstätigen ent-

1) Vor dem Weltkrieg war die grösste Zellulosefabrik des ganzen Russischen Reiches in Pärnu. Beim Ausbruch des Weltkrieges wurde sie von den Russen aus Furcht vor den sich nähernden deutschen Torpedobooten in die Luft gesprengt.

schieden kleiner ist (Landwirtschaft 4·1, Handel 8·0, Verkehr 6·9). Der industrielle Charakter der Stadt ist der glücklichen Lage an den Wasserfällen des Narva-Flusses zu verdanken, welche ausreichend elektrische Kraft für das ganze Land liefern könnten. Dieser grossen industriellen Tätigkeit, der wichtigen Textilindustrie des ehemaligen Russland, ist auch die starke Zunahme der Bevölkerung zuzuschreiben. Ferner kommt Narva eine grosse Bedeutung sowohl in den harten Kämpfen während des estnischen Freiheitskrieges, wie auch in den heutigen friedlichen Zeiten zu. Die Bevölkerungszunahme illustrieren folgende Werte¹:

Absolute Zahl der Bevölkerung			Zunahme in %		
im J. 1881	im J. 1897	im J. 1922	im J. 1881	im J. 1897	im J. 1922
10.195	16.599	27.022	100	162·8	265·1

Wie gezeigt, zeichnet sich gerade Narva durch die grösste Volkszunahme aus. Auch seines Handelscharakters haben wir hier zu gedenken. Es ist die dritte Handelsstadt der Republik Eesti betreffs seines Gesamthandels, und die vierte inbezug auf die Ausfuhr. (Vergl. S. 160.) Neben seiner Lokalenergie darf seine Lageenergie nicht unbeachtet bleiben. Gerade auch wegen dieser ist der schwere Kampf zwischen den Esten und Bolschewisten entstanden; die Grenzlage der Stadt an der Hauptverkehrsline Tallinn-Rakvere-Narva-Leningrad kann für sie unter normalen zwischenstaatlichen Verhältnissen von sehr grosser Bedeutung sein.

Lokalenergiestädte sind auch die sonst weniger bedeutenden Kleinstädte *Haapsalu* und *Kuressaare* im Westen Estis. Bei beiden liegt ihre Lokalenergie in dem Vorkommen von heilsamen Schlammhädern. „Durch besonders reiche Ablagerung gewisser tierischer Abfallstoffe hat sich in verschiedenen stillen Buchten und von der offenen See abgeschnürten Brackwasserseen der geschätzte Heilschlamm gebildet“², welcher besonders für die Entwicklung von *Haapsalu* von grosser Bedeutung sein mag, da *Haapsalu* auf dem Festland liegt und die besten und kräftigsten Schlammhäder des Landes besitzt. Es wird schon seit einem Jahrhundert (1825) als Schlamm-Badeort besucht.

1) Eesti Riigi Stat. Väljaann. Kogu, Esmese Üldrahvalugemise Belkoku võtet, etc. S. 20.

2) K. R. Kupffer, Baltische Landeskunde etc. S. 82.

Als letzte Lokalenergiestadt Eestis möchte ich noch *Rakvere* anführen, welches aber erst in Zukunft zufolge seiner Lage in dem Brennschiefergebiet (Brandschiefer- oder Kukkersitgebiet) eine führende Rolle erhalten wird. Als Kohlenersatzstoff ist der Kukkersit — wie schon bei der Bergwirtschaft erwähnt — für das Wirtschaftsleben des jungen Staates ungemein wichtig, da er sowohl als Heizmaterial, wie auch als Gaserzeuger und wegen seiner mannigfaltigen Destillationsprodukte Verwendung findet¹. In dem Hauptverbreitungsgebiet gelegen und unterstützt durch die Verkehrsenergie der Hauptlinie Tallinn - Rakvere - Narva - Leningrad, ausserdem am Ausgangspunkte der Linie zu seinem Hafen Kunda befindlich, sind die Lebensbedingungen der heute noch stillen Stadt gesichert. Die Hauptrolle spielt aber auch hier noch die Lokalenergie der Stadt, das Vorhandensein des Kukkersits und des Kundaer Zements.

Der wirtschaftsgeographischen Lage nach wesentlich anderen Charakter haben die *Lageenergiestädte*. Hier spielt die Lage der Stadt die entscheidendste Rolle, neben der vorzüglichen Lage tritt die Ausstattung mit Naturgaben in den Hintergrund. Die Lageenergiestädte sind manchmal durch vorzügliche Verkehrsentwicklung ausgezeichnet, wie in dem Falle von Tallinn und Valga, oder haben nur starken Handelscharakter, wie die südöstliche Grenzstadt Petseri. Die Lageenergiestädte sind also auch nicht gleichen Charakters. Als solche sind Tallinn, Valga und Petseri zu nennen.

Tallinn ist das Zentrum des Nervensystems des estnischen Wirtschaftsorganismus. Durch die ausgezeichnete Meereslage an einer fast vollständig eisfreien Küste (mit Eisbrechern auch die strengsten Wintermonate durch befahrbar) gelegen, gegenüber von Helsinki (Helsingfors) und Stockholm, galt es als vorgeschobener, zweiter Vorhafen des Russischen Reiches. Tallinn ist die erste Handelsstadt von Eesti. 74% des Gesamthandels, 55.6% der Ausfuhr, 90.8% der Einfuhr und 80.3% des Transithandels wird von Tallinn bewältigt. Als Industriestadt spielt Tallinn mit Narva zusammen in Eesti die führende Rolle (industrielle Bevölkerung in Narva 45.4, in Tallinn 38.4%). Als Verkehrsstadt ist Tallinn der wichtigste Knotenpunkt des Staates, obgleich es exzentrisch gelegen ist

1) Vergl. S. 137.

und die Verkehrsbevölkerung nicht einen solch grossen Prozentsatz (11·1) ausmacht, wie in Valga (18·5 %). Es laufen in Tallinn die russische (Moskau - Leningrad - Narva - Rakvere - Tapa - Tallinn) und die lettische (Riga-Valga-Tartu-Tapa-Tallinn) Verbindungslinien zusammen (die übrigen inländischen Linien sind von geringerer Bedeutung). Eine zweite russische Verbindung wird durch Tartu-Petseri projektiert, welche dann die estnische Hauptstadt mit der heutigen russischen Hauptstadt Moskau in direkten Verkehr setzen könnte.

Valga ist vielleicht die ausgeprägteste Verkehrsstadt Estis. An der lettischen Grenze gelegen, vermittelt es den regsten Verkehr des Staates. Diese Lageenergie der Stadt ist aber nicht nur das Ergebnis der heutigen politischen Verhältnisse, sie kam ihr auch schon zur Russenzeit zu, da Valga am Schnittpunkte der von St. Petersburg und Moskau ausgehenden Bahnlinien lag. Ausserdem berührte diesen Punkt die Linie Pärnu - Kreuzburg, welche sich an die Hauptlinie Riga - Moskau anschloss. Verkehrsgeographische Bedeutung kommt der Stadt Valga auch deswegen zu, da hier durch die Zweiteilung¹ der Stadt und durch die Abschneidung der Valga-Mõisaküla (Moiseküll)-Bahnstrecke ein Verkehrshemmnis entstand. Diese Strecke muss heute in geschlossenen Waggonen über lettisches Gebiet zurückgelegt werden.

Im Gegensatz zu Valga ist *Petseri* eine Handelsstadt. Es ist das Handelszentrum der Südostecke Estis, wo trotz des aufgehobenen Verkehrs nach Russland sich ein reges Handelsleben abspielt. Demzufolge ist hier im Gegensatz zu Valga die Handelsbevölkerung eine stärkere, 25·4 % gegen 10·6 %; während die Verkehrsbevölkerung weit hinter derjenigen von Valga zurückbleibt, und zwar 2·5 % gegen 18·5 %. Da die Stadt in dem landwirtschaftlich bestbebauten Gebiet liegt wo über $\frac{1}{3}$ des Bodens Ackerland ist, so beschäftigt sich die Bevölkerung mit landwirtschaftlichem Handel. Besonders in Flachs wird viel Geschäft getrieben.

Neben den behandelten 9 Städten Estis haben wir noch in aller Kürze der Städte Tartu, Baltiski, Võru und Paide zu gedenken. Es lässt sich schwer sagen, welchem Typus man diese Städte unterordnen könnte. Wirtschaftsgeographisch haben sie sehr kleine Be-

1) Etwa $\frac{1}{4}$ der Stadt gehört zu Lettland.

deutung, höchstens der zweitgrössten Stadt des Landes, der Universitätsstadt *Tartu*, könnte man heute schon insofern eine Bedeutung beimessen, als es in Zukunft als eine Lageenergiestadt, und zwar als eine wichtige Verkehrsstadt eine Rolle spielen wird. Die projektierte Pärnu - Viljandi - Tartu - Petseri - Linie wird mit einem Schlage aus Tartu einen erstklassigen Verkehrsknoten machen. Auf der Hälfte der Strecke zwischen Valga und Tapa gelegen, werden sich hier also die aus Riga und Moskau einerseits und aus Tallinn und Leningrad andererseits kommenden Linien treffen. — *Baltiski*, *Võru* und *Paide* sind wirtschaftsgeographisch so unwesentlich, dass wir auf sie gar nicht näher eingehen wollen, und nur die Berufsgliederung der Bevölkerung der drei Städte anführen¹.

	Landwirtsch.	Industrie	Handel	Verkehr
Baltiski	12·7	16·0	8·7	13·7
Võru	4·0	28·3	16·6	5·0
Paide	2·8	34·7	11·0	5·9

Wie aus diesen Angaben ersichtlich ist, käme die Zwergstadt *Baltiski* als eine Landwirtschaftsstadt in Betracht, hier ist die Zahl der Landwirtschafttreibenden im ganzen Lande die grösste; und die weitere Zwergstadt *Paide* als Industriestadt, es steht diesbezüglich an dritter Stelle in Eesti (*Narva* mit 45·4% und *Tallinn* mit 38·4%).

1) Riigi Stat. Keskb., Rahva Tööala etc. S. 17.

V. Geopolitische Struktur.

Nachdem wir die inneren Merkmale des Staates Eesti kennen gelernt haben, wollen wir in diesem fünften Teil des Buches die äusseren Merkmale des Staates vom geopolitischen Standpunkte aus betrachten. Als innere Merkmale wurden die physische, völkische, wirtschaftliche und Siedlungsstruktur betrachtet; und als äussere Merkmale sind die Gestalt, Grösse, die geopolitische Lage und die Grenzen des Landes zu erörtern.

1. Eesti gehört seiner **Gestalt** nach zu der Kategorie der einfachen offenen Staaten¹. Im Ostseebereich gehören nur Dänemark und Deutschland zur Kategorie der zusammengesetzten Staaten. Dänemark ist ein penkontinentaler und Deutschland ein Exklavenstaat. Für Eesti ist die einfache offene Gestalt charakteristisch; der Staatsraum besteht hauptsächlich aus einem einheitlichen Gebiet, die Inseln beanspruchen weniger als 10% des Staatsgebietes.

2. Bezüglich der **Grösse** gehört Eesti in die dritte Grössenkategorie² der Staaten von Nachkriegs-Europa (zwischen 1—100.000 qkm). In dem Ostseebereich hat es mit Lettland, Litauen und Dänemark die Grösse gemeinsam. Finnland, Schweden und Deutschland gehören schon in die zweite Grössenkategorie der europäischen Staaten (zwischen 100.000 und 1 Mill. qkm). Eesti ist ein kleiner Staat (47.500 qkm), die Staaten der zweiten Kategorie dagegen sind mittelgross. Die Grösse Estis ist auch insofern von Interesse, als die Grössengruppe von 50—60.000 qkm innerhalb der Kleinstaatenkategorie erst das Ergebnis des Nachkriegs-Europa ist. Durch Eesti, Lettland und

1) M. Haltenberger, The Politico-Geographical Types of European States. — S. 33 und Karte 2 a.

2) M. Haltenberger, a. a. O. S. 19—21 und Karte 1 a.

Litauen wird der Zusammenhang der östlichen Grenzzone des westlichen Europas gegen Russland festgestellt, sie verbinden auf der einen Seite Finnland und auf der anderen Polen, Rumänien und Bulgarien miteinander.

3. Die ostbaltischen Kleinstaaten haben also eine ungemein grosse geopolitische Bedeutung; doch leitet diese Frage schon zu der **geopolitischen Lage** Eestis hinüber. Die Republik Eesti ist wie die meisten Ostseestaaten ein **Randstaat**¹. Nur Litauen und Deutschland vertreten andere Typen. Litauen ist ein semikontinentaler Staat, und Deutschland ein Mittellagestaat. Eesti weist also bezüglich seiner geopolitischen Lage **nord-europäischen Charakter** auf². Bei den drei Staaten des Baltikums, verglichen mit den Nordseestaaten, den Niederlanden [Eesti, Lettland] und Belgien [Litauen], fällt der Parallelismus beider Gruppen entschieden ins Auge. Sie sind beide Einfallspforten des Festlandes; die Weltlage der Nordseestaaten ist aber günstiger, da sie als Pufferstaaten zwischen den Interessensphären Deutschlands, Frankreichs und indirekt Grossbritannien-Irlands liegen, wogegen die östlichen Ostseestaaten wesentlich nur einen mächtigen Nachbarn, Russland, haben, dessen Ausgang zum Meere durch sie versperrt ist. Geopolitisch ist also die Randlage Eestis und Lettlands eine sehr zweideutige. Sie kann die Staaten in dem Bewusstsein ihrer Zukunft kräftigen, sie zugleich aber auch mit einem steten Bedenken erfüllen³. — Die geopolitische Randlage des Staates muss also seine äussere Politik bestimmen. Nur ein starkes Zusammenhalten mit seinem nördlichen Nachbarn Finnland und mit seinen südlichen Nachbarn kann den notwendigen **warägischen Staatenschutzwall** gegen Russland errichten, wobei die zwischenstaatlichen Interessen, wie z. B. der Gegensatz zwischen Litauen und Polen, in den Hintergrund treten müssen. Ein „baltisches Staatenbündnis“ kann nur von lokaler Bedeutung sein, das **warägische Bündnis** ist vor allem für die drei baltischen Staaten Eesti, Lettland und Litauen eine Lebensfrage.

4. Aus der geopolitischen Lage des Landes ergibt sich auch der geopolitische Wert seiner **Grenzen**. Eesti bewahrt mit

1) M. Haltenberger, a. a. O. S. 25 und Karte 3 a.

2) „ Gehört das Baltikum etc.

3) M. Friederichsen, a. a. O. S. 92.

Letland einen individuellen Charakter. Im Westen von den Fluten der Ostsee und im Osten von den Seen und Sümpfen des warägischen Grenzsaums begrenzt, ist bei Eesti nur seine Südgrenze, bei Letland ausserdem noch die Nordgrenze, offen¹. Von der etwa 4.000 km langen Gesamtgrenze² sind nur die russische Festlandsgrenze im Nordosten und Südosten des Landes und die lettische im Süden von geopolitischer Bedeutung, da bei der *Meeresgrenze* (mit den Küstenlinien der Inseln 3.403·53 km) der übliche 4 Seemeilen-Abstand als äussere Grenze des Landes gilt (vergl. S. 55). Bei dem Peipus halbiert die vorgeschobene Staatsgrenze den See; bei seiner südlichen Fortsetzung aber, in dem Pihkva järv (Pleskauer See), verläuft sie näher zu Eesti.

Verschiedenen Charakters ist die russische und die lettische *Festlandsgrenze*, die mit der Peipusgrenze zusammen etwa 672·60 km beträgt. Die russische ist zu Gunsten der Esten gezogen worden, der glückliche Ausgang des estnischen Freiheitskrieges äusserte sich Russland gegenüber auch in der vorteilhaften Grenzfestsetzung. Die russische Grenze ist eine strategische Grenze. Im Nordosten verlässt die heutige Grenze die alte natürliche Gouvernementsgrenze, den Narva-Fluss; Eesti erhielt hier einen durchschnittlich etwa 10 km breiten Grenzstreifen jenseits des Flusses. Im Südosten sicherte sich der junge Staat wiederum in der Weise seinen Vorteil, dass das strategisch wichtige Höhengebiet des Landes von einem mässig hohen Vorland vorgelagert wird.

Einen vollständig anderen Charakter trägt die lettische Grenze. Zwischen den beiden neuen Staaten des Baltikums im e. S. handelte es sich um eine für beide Teile befriedigende Grenzfestsetzung. Zu diesem Zwecke bediente man sich der ethnographischen Karte, folglich ist die Grenze eine ethnographische. Aus diesem Grunde ist auch der gewundene Verlauf der Grenze leicht zu verstehen, da man immer nach Möglichkeit der tatsächlichen Verteilung des Estentums und Lettentums Rechnung tragen wollte. Durch dieses Übergangsgebiet zwischen den Esten und den Letten war die Festlegung der Grenze eine recht schwierige. In der Grenzsaumszone finden sich viele kleine völkische Inseln

1) M. Halt en b e r g e r, Gehört das Baltikum etc. S. 17—18.

2) A. T a m m e k a n n, Eesti piirjoone kurvimeetiline mõõtmise. [Kurvimetrische Messung der estnischen Küste und Festlandsgrenze.] — Zeitschr. „Loodus“ [Die Natur], Tartu [Dorpat] 1922. Nr. 4, S. 246—47.

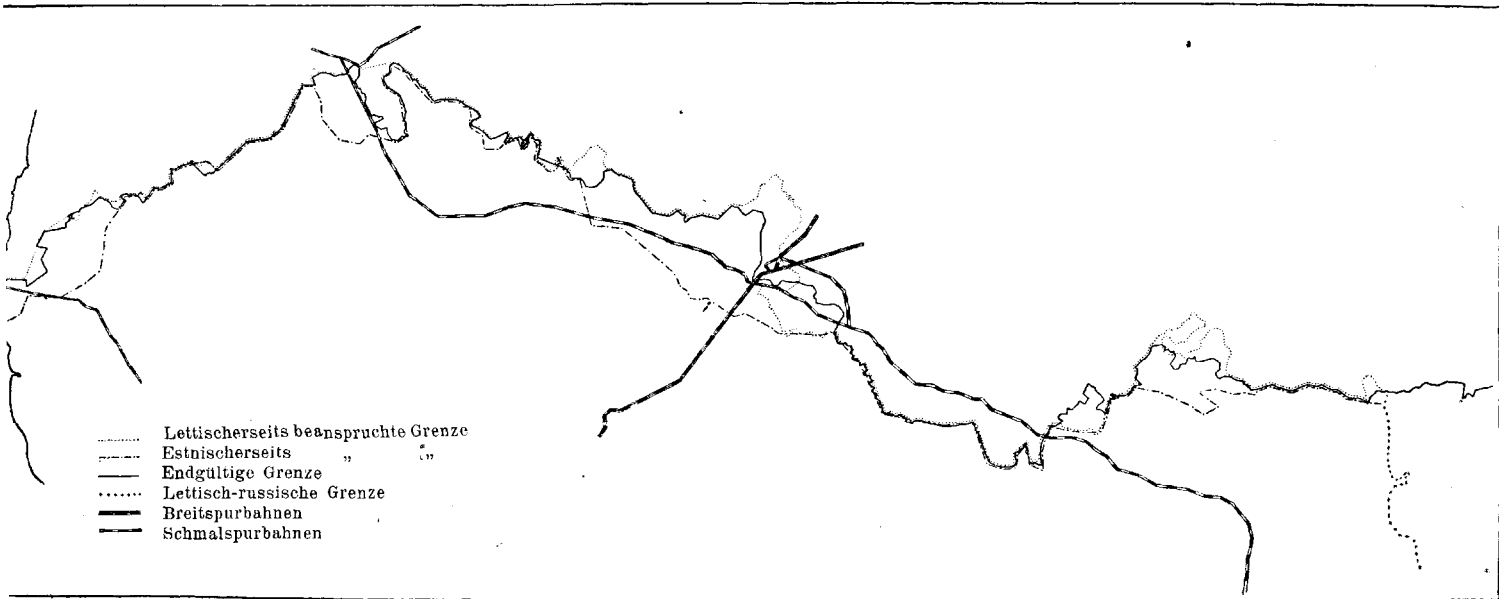


Abb. 84. Entwicklungskarte der estnisch-lettischen Grenze. Zu S. 201.

und Klippen, und trotz der grössten Vorsicht liessen sich solche Anomalien, wie die Zweiteilung der Stadt Valga oder das Zerschneiden der Valga-Pärnu-Bahnlinie, nicht vermeiden. Durch die Arbeiten der Grenzkommission¹ ergibt sich heute folgender Grenzverlauf, der von der ersten provisorischen Festsetzung der Grenze in manchen Zügen abweicht. Die Karte der Grenzkommission (siehe Abb. 84) zeigt, dass recht bedeutende Teile des Grenzverlaufs als strittiges Gebiet einer eingehenden Prüfung unterzogen worden sind. Die endgültige Grenzlinie bedeutet insofern einen Unterschied von der früheren provisorischen, als südöstlich von Valga ein ziemlich beträchtliches Gebiet an Lettland abgetreten wurde, während an anderen Stellen Eesti sein Staatsgebiet auf Kosten Lettlands vorschob: z. B. befindet sich südöstlich von Mõisaküla eine kleine estnische ethnographische Halbinsel, aber auch nördlich von Valga wurde ein unwesentliches Gebiet Eesti zugesprochen.

1) P. P ä t s , Eesti ja Läti vabariikide vaheline piir maadeteaduslisest seisukohast. [Die estnisch-lettische Grenze geographisch betrachtet.] (Im Manuskript.)

Schlusswort.

Es war meine Absicht, in grossen Umrissen das geographische Bild des jungen Staates Eesti zu geben. Ich versuchte dabei seine äusseren und inneren Merkmale, als Organismus betrachtet, zu schildern. Land und Volk wurden stets in engen Wechselbeziehungen gezeigt, da aus dieser Symbiose das ganze Staatsleben entsteht. Es wurde versucht, die geographischen Bedingtheiten des estnischen Staatsraumes inbezug auf das Wirtschafts- und Siedlungsleben zu erkennen. Es wurde aber auch der Volkskörper einer eingehenderen Analyse unterzogen, um zu ergründen, in welchem Masse das junge estnische Volk den kulturellen und wirtschaftlichen Anforderungen Europas entsprechen kann. Es ist mir eine angenehme Pflicht, feststellen zu können, dass der estnische Fleiss die stark angesammelte latente Energie in eine gesunde kinetische Energie umzuwandeln befähigt ist. Um dies zu verwirklichen, muss das Estentum aber auch eine gesunde Bevölkerungsbewegung anstreben. Das recht bedenkliche Symptom des starken Geburtenrückganges der Kriegszeit und Nachkriegszeit muss unbedingt Genesung finden. Durch stärkere Bevölkerungszunahme wäre auch der estnische Wirtschaftsraum besser ausnutzbar, da die Kraft des Staates eben in seinem Boden, und die Zukunft des Landes in den Händen einer tatkräftigen, physisch und psychisch gesunden Bevölkerung liegt.

Um ein Zukunftsbild Estis gewinnen zu können, hielt ich es für notwendig, eine geographische Momentaufnahme seiner physischen, völkischen, wirtschaftlichen, Siedlungs- und geopolitischen Struktur zu geben, wobei ich gezwungen war, mich wegen Mangels der genügenden Perspektive seines Staatslebens oft nur an statistische Angaben über einzelne Jahre zu halten. Aus dieser Erwägung ergab es sich auch, dass ich die Handelsstatistik, mit Rücksicht auf das Ausland, etwas ausführlicher wiedergegeben habe.

EPIROGENESE UND OROGENESE IM OSTBALTIKUM

VON

HANS SCUPIN

DORPAT 1926

Nachdem durch die Arbeiten von H. Stille¹⁾ die Begriffe Epirogenese und Orogenese eine erfreuliche Klärung erfahren haben, scheint es Aufgabe der Regionalen Geologie, die Krustenbewegungen einzelner Gebiete in dieser Richtung zu analysieren bzw. auf Grund der Stilleschen Begriffsbestimmungen zu revidieren. Besonders wird das dort notwendig werden, wo „Grenzfälle“ vorliegen, wie sie auch Stille anerkennt und die er als synorogenetisch bezeichnet. Allerdings wird man derartige sog. Grenzfälle nicht in dem Sinne als solche zu bezeichnen haben, als handle es sich hier um Übergänge von dem einen Begriff zum anderen. Ich glaube, wie ich das schon an anderer Stelle²⁾ dargelegt habe, dass Epirogenese und Orogenese zwei auch ursächlich, nicht nur graduell verschiedene Begriffe sind, die deshalb keine „Übergänge“ haben können, wie ja auch schon A. Tornquist³⁾ das grundsätzlich Verschiedene beider Begriffe betont hat. Grenzfälle sind sie nur in der Erscheinungsform, ähnlich wie in der organischen Natur bei Konvergenzerscheinungen die sich äusserlich einer anderen nähernden Form eben doch kein Übergangsglied ist, sondern zu der einen oder andern Gruppe gehört. So wird es sich auch hier darum handeln, besonders derartige „synorogenetische“ Krustenbewegungen — die synepirogenetischen scheinen mir in dieser Bezeichnung leichter zu erfassen — der einen oder anderen Form der Krustenbewegungen zuzuweisen.

Als Unterscheidungsmerkmale für beide Begriffe kommen nach Stille zunächst folgende in Betracht: Im Ge-

1) H. Stille, Die Begriffe Orogenese und Epirogenese, Zeitschrift der deutsch. geol. Gesellsch. 71, S. 1164. 1919 und Grundfragen der vergleichenden Tektonik, Berlin 1924.

2) H. Scupin, Transgression und Regression als einheitlicher Vorgang. Geolog. Rundschau. 14, S. 328. 1923.

3) A. Tornquist, Allgemeine Geologie S. 521.

gensatz zu den orogenetischen Vorgängen sind die epirogenetischen weitspannig (Undation gegenüber Undulation, flache Wellen gegenüber Falten), sie wirken säkular andauernd, nicht episodisch, sie sind gefügeerhaltend. Man wird weiter noch hinzufügen können, gewissermassen als Folge des erstgenannten Punktes: sie sind nicht so stark räumlich begrenzt wie die orogenetischen Bewegungen, sondern zeigen allgemeinere flächenhafte Verbreitung. (Transgressionen, Regressionen.)

Was den an dritter Stelle genannten Punkt, die Frage des Gefüges, anbelangt, so meine ich allerdings, dass diese Begriffsbestimmung das Aufsteigen und Absteigen an schon vorhandenen, aus einer früheren orogenetischen Periode stammenden Verwerfungen grossen Stiles nicht ausschliessen darf; freilich nicht in dem Sinne, dass nur das zwischen grossen Bruchspalten liegende Gebiet sich hebt oder senkt, die Flügel aber stehen bleiben, sondern man wird bei einer epirogenetisch aufsteigenden Geantiklinale damit rechnen können, dass dieses Aufsteigen ungleichmässig erfolgt, dass zwar das Gesamtgebiet gehoben wird, aber eine Scholle stärker als die andere, und dass sich auch auf diese Weise Horste, Gräben und Staffellungen bilden können; und in gleicher Weise wird dies bei Einsenkung einer Geosynklinale in Erscheinung treten können. Ich möchte dabei nur auf die Möglichkeit derartiger Vorgänge im Sinne einer klaren Begriffsbestimmung hinweisen, ohne dass ich dabei zunächst bestimmte Fälle im Auge habe. Das Wesentliche ist jedenfalls, dass die Spaltenbildung selbst episodisch, also orogenetisch bleibt. Andererseits hat Stille selbst schon darauf hingewiesen, dass da, wo im Gebiete von Geantiklinalen Brüche auftreten, sich diese nicht bei der Aufwölbung, sondern nachträglich gebildet haben.

Gerade die Frage des Gleichzeitigen und Nachträglichen scheint mir hier überhaupt besonders bedeutsam, und die vorhandene Verwirrung dürfte gerade durch ein nicht hinreichendes Auseinanderhalten gleichzeitiger und späterer Bewegungsvorgänge bedingt sein. Wenn sich nach der variszischen Faltung sudetischer Phase im Oberkarbon die Gebiete unserer grossen Steinkohlenfelder einzusenken begannen, um den gewaltigen Ablagerungen dieser Zeit von z. T. mehreren tausend

Metern vertikalen Raum zu schaffen, und diese Senkung im Unterrotliegenden weiterging, so hat dieser epirogenetische Vorgang nichts zu tun mit dem orogenetischen, der intraoberkarbonischen (asturischen, Stille), sowie der dann folgenden Faltung im Rotliegenden (Saalische Gebirgsbildung, Stille, Frankonische Faltung, Joh. Walther), die besonders im subherzynischen Gebiet (Hallische Mulde) so deutlich wird. Wenn dann auch dieses wieder orogenetisch herausgehobene Gebiet infolge Fortwirkens der nie abgerissenen Epirogenese weiter als Geosynklinale einsinkt, die die mächtigen Schuttmassen des Oberrotliegenden, die Ablagerungen des Zechsteinsalzsees und der Trias in sich aufnimmt, wenn am Anfang des Jura dann der Osten in der Senkung zurückbleibt bzw. eine Geantiklinale bildet, um dann auch wieder einzusinken, und weiter in der Unteren Kreide sich der Vorgang in ähnlicher Weise wiederholt, bis in der Oberen Kreide die epirogenetische Absenkung ihren Flächenraum noch weiter vergrössert, so hat das alles nichts zu tun mit den inzwischen wirksam gewordenen orogenetischen Bewegungen, der kimmerischen Faltung in Nordwestdeutschland und Schlesien und schliesslich der eigentlichen saxonischen Gebirgsbildung.

Freilich erschwert das episodische Erscheinen orogenetischer Vorgänge innerhalb der weiterfortwirkenden epirogenetischen im Einzelnen oft das Auseinanderhalten derselben. Flache, verklingende Falten im Randgebiete orogenetischer Zonen, also noch ausgesprochene kurzfristige Undulationen, werden dann den Undationen durch ihr schwaches Einfallen ähnlich werden können, und dann eben bekommen wir derartige synorogenetische Grenzfälle, die nach Möglichkeit aufzulösen sind.

Die Schwierigkeit der Unterscheidung beruht dann zunächst in der Frage nach dem Fallwinkel. Bis zu welcher Minimalgrenze wird man noch von Orogenese sprechen können? bzw. umgekehrt, wie gross kann der Fallwinkel bei Undationen werden? Die erste Frage wird sich überhaupt nicht beantworten lassen; die Falten verklingen ganz allmählich, bis ihre Neigung schliesslich unendlich klein wird; eine Untergrenze besteht nicht, aber die Häufung solcher flacher Falten und Fältchen wird noch Orogenese anzeigen können.

Dagegen ist sicher, dass der Fallwinkel epirogenetischer Undationen unbedingt ganz klein bleiben muss. Er wird stets

dem blossen Auge unsichtbar sein, das den Eindruck des Horizontalen hat. Aber eine scharfe Grenze ist natürlich auch hier nicht zu ziehen. Vielleicht aber werden hier im Laufe der Zeit doch hinreichende Erfahrungen gesammelt werden können. Nehmen wir z. B. die bekannten Beobachtungen von Bravais in Finnmarken im Busen von Altenfjord, wo die obere Terrasse von 28 m Meereshöhe an der Küste auf etwa 16—18 Seemeilen sich bis 67 m hebt. Bei dieser epirogenetischen Bewegung ergibt sich also ein Anstieg um 39 m auf rund 30 km, d. h. noch nicht 5'. In der epirogenetisch bedingten mitteloligozänen Transgression zeigt die Unterfläche des „Magdeburger Sandes“ in der Gegend von Halle eine Steigung von 7—8 Minuten; das Fallen in den Braunkohlenbecken der südlichen Provinz Sachsen und des Freistaates Sachsen geht etwas höher herauf, bleibt aber meist, soweit eine stärkere Einsenkung durch Auslaugung tieferer Schichten, etwa von Zechsteinsalzen, fortfällt, auch unter oder bei 30'.

Eine weitere Schwierigkeit, die zur Fehlerquelle werden kann, ergibt sich, wenn die epirogenetische Bewegung in eine orogenetische Periode und ausserdem in die Nähe orogenetischer Gebiete fällt. Wenn flachwellige Krustenbewegungen in anorogenen Zeiten und Gegenden zu einem Schlusse auf Epirogenese nötigen, so darf dagegen der umgekehrte Schluss nicht gezogen werden.

Es liegt naturgemäss—nahe dann an Orogenese zu denken, ein zwingender Schluss aber liegt nicht vor. Er kann zutreffend sein, braucht es aber nicht; denn die Epirogenese hat auch jetzt nicht geruht. So werden tatsächlich auch vorläufig unlösliche Fälle übrig bleiben können, während in anderen vielleicht Spezialuntersuchungen, insbesondere über die Spannweite bzw. den Fallwinkel, über die Frage nach dem Alter etwaiger Brüche, sowie der Verhältnisse der weiteren Umgebung klärend wirken können.

Im Baltikum, wie überhaupt in Nordeuropa, treten dazu noch die Bewegungen, die sich durch die Entlastung vom Eisdruck infolge Abschmelzens ergaben, also ein isostatisches Moment, das oft nur schwer von epirogenetischen Bewegungen zu unterscheiden sein dürfte, und ebenso wie in allen vom Inlandeise überzogenen Gebieten der Zusammenschub älterer Schichten durch das Eis selbst, also ein ausgesprochen exogener Faktor. Auch ört-

liche Senken infolge Auslaugungen von Kalken oder Salzen in der Tiefe, die orogenetische Vorgänge und, soweit es sich um grosse Flächen handelt, auch epirogenetische Vorgänge vortäuschen können, müssen hier in Betracht gezogen werden, wenn sie auch nicht die Bedeutung gewinnen, wie sie in Deutschland der Ablaugung des Salzspiegels im Zechstein durch Bildung von „Salzspiegeltälern“ zukommt, die auch bei der Bildung von Braunkohlenbecken zusammen mit echten epirogenetischen Vorgängen beteiligt ist.

Für die erste Zeit der Erdgeschichte im Ostbaltikum, soweit sie uns erkennbar, liegen die Verhältnisse in dieser Beziehung völlig klar; es zeigt sich ein dauernder Wechsel epirogenetischer Bewegungen in auf- und absteigendem Sinne.

Die über dem Granit liegenden, in der Tiefe erbohrten Konglomerate und Sandsteine sind die ersten Transgressionsbildungen auf dem untertauchenden Granit, dessen ursprüngliches Hangendes wir nicht kennen. Dass es nicht die jetzt aufliegenden Schichten sind, beweist der Mangel jeder Frittung in dem bei Petersburg noch nicht 100 m über dem Granit erbohrten Ton. Die Senkung setzt sich fort noch in den tiefsten präkambrischen Schichten des Blauen Tons, der hier noch Einlagerungen von Sandsteinen enthält, und erreicht ihr Maximum in den rein tonigen Schichten desselben, die aber sicher auch noch in recht flachem Wasser abgelagert wurden. Im oberen Teile des Blauen Tons kehrt sich der Vorgang wieder um. Neue sandige Einlagerungen stellen sich ein, und bereits nach Ablagerung des Eophyton- und Fukoidensandsteins, vielleicht sogar örtlich schon während der Ablagerung des letzteren, tritt Verlandung ein.

Eine neue positive Strandverschiebung schafft nach Schluss des Kambriums den Obolensandstein, der gelegentlich örtlich wohl noch als Bildung zwischen Ebbe und Flut gelten kann und dessen Anhäufung von Obolenschalen als Strandschüttung aufzufassen ist, während der ihn nur im Westen überlagernde, nach Osten auskeilende Dictyonemaschiefer, der bereits Einlagerungen im Obolensandstein bildet, als Faulschlammfazies im jüngeren Teile desselben zu betrachten ist. Stellenweise mögen auch diese Faulschlammbildungen schon wieder trockengelegt worden sein — einfach durch Sedimentanhäufung, ohne dass eine Hebung angenommen werden muss; denn der auflagernde Glaukonitsandstein enthält unten gelegentlich Bröckchen von Dictyonemaschiefer, und zeigt somit eine erneute Senkung an,

die sich im Glaukonitkalk allgemeiner, in der folgenden Zeit nur im Osten (am Wolchow) fortsetzt, während in Estland¹⁾ zunächst wieder Trockenlegung erfolgt. Ein weiteres Sinken des Landes im Osten bringt jetzt auch eine Umkehr der Bewegung in Estland. Die Zeit des Vaginatenkalkes bedeutet wieder eine Transgression, die in sandigen Bildungen westlich Reval auf der Halbinsel Baltischport zum Ausdruck kommt²⁾. Der Echinospaeritenkalk schafft einen völligen Ausgleich, nach dessen Abschluss die Faulschlammbildungen des Kuckersits im östlichen Teile Estlands wieder eine örtliche Verflachung anzeigen, bis die positive Strandverschiebung am Beginn des Obersilurs auch dieser Hebung wieder ein Ende bereitete.

Am Schlusse des Obersilurs erfolgt dann vom Norden ausgehend die grosse Heraushebung des Landes, die den Meeresboden jetzt für lange Zeit trocken legt. Hier setzt nun die Frage ein: War auch diese Hebung wie die anderen rein epirogen, oder ist die Kaledonische Faltung dabei beteiligt? In letzterem Sinne beantwortete Tétiaeff³⁾ diese

1) Wie L. R ü g e r (Paläogeographische Untersuchungen im baltischen Kambrium, Centralbl. f. Min. usw. 1923, S. 152) betonte, darf nicht angenommen werden, dass nach dem Fukoidensandstein überhaupt keine Ablagerungen gebildet wurden. Im Hinblick auf die lange Zeit, Mittel- und Oberkambrium, könnte sich der Fukoidensandstein in der heutigen geringen Mächtigkeit nicht erhalten haben. Betrachtet man den Fukoidensandstein, wozu in Anbetracht der eckigen Kornform und der Versteinerungsfreiheit durchaus Berechtigung vorliegt, als kontinental (vergl. A. Ö p i k, Beitrag zur Stratigraphie und Fauna des estnischen Unterkambriums, Publ. Geol. Inst. Tartu, S. 10), so können auf dem heutigen Fukoidensandstein weitere Kontinentalablagerungen, Dünenbildungen, gelegen haben. Aber auch mit einer erneuten Überflutung und marinen später wieder zerstörten Sédimenten des Oberkambriums wird gerechnet werden dürfen, falls die an der Basis des Obolussandsteins in Geröllen beobachteten angeblichen Olenusfragmente wirklich dieser Gattung angehören. Es würde dann erst eine Abtragung im höheren Oberkambrium bis herab zum heutigen Fukoidensandstein die Ablagerungsfläche für den Obolensandstein geschaffen haben.

2) Vergl. W. L a m a n s k y, Die ältesten silurischen Schichten Russlands, Mém. du com. géol. N. J. 17. Petersburg 1905, S. 164 ff. und Neue Beiträge zur Vergleichung des ostbaltischen und skandinavischen Untersilurs, Centralbl. f. Min. usw. 1901, Tabelle S. 617. Ferner A. Ö p i k, Über die Kalksandsteinfazies des Vaginatenkalkes auf der Halbinsel Baltischport und über ein Acidaspispygidium aus denselben Schichten. Sitzungsber. d. Naturf.-Gesellsch. bei der Universität Dorpat. Bd. 32, S. 1.

3) M. T é t i a e f f, Les grandes lignes de la géologie et de la tectonique des terrains primaires de la Russie d'Europe. Annales de la Société Géologique de Belgique. Bd. 39, S. 158 ff. 1912.

Frage. Es ist hier der oben skizzierte Grenzfall gegeben: ganz flache, dem Auge horizontal erscheinende Lagerung in einer orogenetisch wirksamen Periode und in nicht zu grosser Entfernung von dem in dieser Zeit orogenetisch bewegten nordeuropäischen Gebiete.

H. Stille hat demgemäss das Ostbaltikum auch als Beispiel für Synrogenese aufgeführt, als kurzfristige Bewegung flacher Spannweite. Sie war aber wohl kaum kurzfristiger als die vorausgegangenen epirogenen Bewegungen im Kambrium und Silur, nur weitgreifender als die meisten derselben, wenn auch die Hebung und Trockenlegung im Kambrium in gewisser Weise mit ihr wetteifern kann. Denn die alte kambrische Landfläche mit der altsilurischen Transgression kommt noch im Gouvernement Pleskau (Pskow) zum Ausdruck¹⁾, wo über einem grünlichen Ton, offenbar dem „Blauen Ton“, Obolensandstein und Dictyonemaschiefer liegt, so dass hier der Eophyton- und Fukoidensandstein der Denudation der Landzeit zum Opfer gefallen ist.

Es sind sehr erhebliche Flächen, die hier im Kambrium in einer anorogenen Zeitspanne eine epirogenetische Hebung erfahren haben, und die Formationslücke dürfte in dieser Zeit auch nicht kleiner gewesen sein, als am Ende des Silurs. Hier fehlen Mittel- und Oberkambrium, nach dem Obersilur nur das Unterdevon, wenn man auch, wie gesagt²⁾, natürlich nicht mit einer das ganze Mittel- und Oberkambrium umfassenden Unterbrechung der Ablagerungen rechnen darf. Dass der Bewegungsvorgang selbst deshalb etwa im Kambrium ein langfristigerer war als am Ende des Obersilurs, kann nicht behauptet werden. An Bedeutsamkeit jedenfalls wird der erstere diesem kaum etwas nachgeben. Wenn auch schon Fr. Schmidt bekannt, ist dem Vorgange jedenfalls nicht die grosse Bedeutung zuerkannt worden, wie der Krustenbewegung am Ende des Obersilurs. Ganz von selbst wird ja der letztere Vorgang viel augenfälliger durch die starke Verschiedenheit des lithologischen Charakters, wie er sich in der Bedeckung durch den Altrotsandstein darstellt, der über die verschiedenen Stufen des Silurs übergreift, doch ist, wie gesagt, Ähnliches auch für den übergreifenden Obolensandstein festzustellen, der an der Küste des finnischen Meerbusens auf dem

1) A. Karpinsky, Zur Geologie des Gouvernements Pskow. Bull. Acad. Imp. des Sciences, Petersburg. Bd. 31, S. 473. 1887.

2) Vergl. oben S. 8, Fussnote 1.

Fukoidensandstein, im Gouvernement Pleskau auf dem Blauen Ton liegt. Auch an der Popowka in der Gegend von Petersburg lagert der Obolensandstein örtlich unmittelbar auf dem Blauen Ton, wie aus den Schilderungen von Fr. Schmidt¹⁾ hervorgeht, während an anderen Stellen dieser Gegend sich wieder ein fossilereicher Sandstein, offenbar dem Eophyton- und Fukoidensandstein entsprechend, dazwischen schiebt.

Was nun die Entfernung von dem nordeuropäischen Gebiet der Kaledonischen Faltung anbelangt, so zeigt die von A. Born²⁾ wiedergegebene Karte von Hortedahl, dass das Ostbaltikum schon ausserhalb der praedevonischen Faltung im Bereich der „neutralen“ Zone liegt, die nördlich in Finnland von einem stabilen Schilde begrenzt ist. Um über etwaige neuere Beobachtungen bezüglich kaledonischer Faltungsvorgänge etwas zu erfahren, wandte ich mich an Herrn A. Metzger, als guten Kenner finnischer Geologie, der mir nach einer Darstellung der in Finnland beobachteten Störungen wörtlich schrieb: „Jedenfalls kann man heute als Hauptergebnis zusammenfassend behaupten, dass es nirgends auch nur Spuren einer kaledonischen Orogenese gibt und dass die vorhandenen Grabenbrüche bedeutend jünger als die kaledonische Bewegung sein müssen“.

In erster Linie aber von Bedeutung für die Frage bleiben die Lagerungsverhältnisse und das Gefüge des bewegten Gebietes. Hier ist nichts, was dazu Anlass gibt, eine orogenetische Bewegung in dieser Zeit anzunehmen. Spätobersilurische oder altdevonische Verwerfungen sind nicht vorhanden. Anhaltspunkte für die Neigung der Schichten nach Süden kann man im allgemeinen nur durch Rechnung gewinnen. Das bekannte, auch in unsere Lehrbücher übergegangene Profil bei Fr. Schmidt³⁾, von Finnland (Wiborg) über Estland, Ösel, Gotland, Öland nach Kalmar, zeigt eine gut gegliederte Mulde, wenn es auch allerdings infolge seiner starken horizontalen Zusammendrängung — die Überhöhung erreicht mehr als das 180-fache des Horizontal-

1) Fr. Schmidt, Kurze Übersicht der Geologie der Umgebung von St. Petersburg. Guide des excursions du VII. Congr. géol. internat., Petersburg, 1897. Bd. XXXIV, S. 5.

2) A. Born, Zur Kenntnis des Kaledonischen Gebirges. Geolog. Rundschau. Bd. 14, S. 274. 1923.

3) Fr. Schmidt, Revision der ostbaltischen silurischen Trilobiten. Mém. Acad. Sc., St. Petersburg. VII. sér., t. 30, Nr. 1, S. 59. 1881.

massstabes — naturgemäss falsche Vorstellungen auszulösen geeignet ist.

Auf das Wiederauftauchen der vom estnischen Glint schwach nach Süden fallenden Kambrium- und Silur-Schichten in dem Gouvernement Pleskau wurde oben schon aufmerksam gemacht. In gleicher Weise heben sich die unteren Schichten des Untersilurs — Dictyonema-Schiefer und glaukonitische Schichten —, wie A. Karpinsky¹⁾ feststellte, in noch viel grösserer Entfernung im Gouvernement Minsk bei Rawanitschi fast 650 km von der Küste, wieder empor; auch wurde es von J. Bock²⁾ im Twerschen Gouvernement bei Wyschni-Wolotschek beobachtet.

Eine schwache Auffaltung der Silurschichten ist auch schon im Norden von Fr. Schmidt erwähnt und durch ein stark überhöhtes Profil vom Glint über Wesenberg nach dem verhältnismässig hoch liegenden Borkholm veranschaulicht worden³⁾, das ein schwach nördliches Einfalten zwischen diesen beiden Punkten erkennen lässt. E. Koken⁴⁾ vermutete hier in einer nachgelassenen Arbeit eine dem Grabenbruche des finnischen Meerbusens parallele Flexur oder schwache Verwerfung. Ebenso weist Fr. Schmidt an anderer Stelle⁵⁾ auf die Senkung der nordestnischen Wasserscheide gegen Westen hin. Der Pentamerenkalk, der bei Pantifer etwa 120 m hoch liegt, senkt sich bis Hapsal zur Meereshöhe herab. Fr. Schmidt spricht selbst von „schwacher Faltung oder Auftreibung“. Ähnliches kann man beobachten, wenn man den Blauen Ton von Reval aus, wo seine Oberkante wenig über Meereshöhe liegt, östlich bis Asserin verfolgt. Hier erreicht sie eine Höhe von etwa 20 m, wie ein Bohrloch an dieser Stelle zeigt, um sich dann wieder nach Osten gegen Narva zu senken.

1) A. Karpinsky, Über das Vorkommen untersilurischer und kambrischer Ablagerungen im Gouvernement Minsk. Bull. Acad. Imp. des Sciences, Petersburg, N. S. Bd. 3 (35), S. 1, 1894 und P. A. Tutkowski, Geologischer Umriss des Gouvernements Minsk. Kijew 1915.

2) J. Bock, Materialien zur Geologie Russlands. Bd. 3, S. 186. 1869.

3) Fr. Schmidt, On the Silurian and Cambrian Strata of the Baltic Provinces of Russia, as compared with those of Scandinavia and the British Isles. Quarterly Journ. Geol. Soc. London. Bd. 38, S. 514. 1882.

4) E. Koken, Estland und die Insel Oesel. Der Geologe. Heft 22, S. 395. 1918.

5) Fr. Schmidt, Revision d. ostbaltischen silurischen Trilobiten. S. 58.

Die Stärke des Einfallens nach Süden lässt sich in der vorspringenden Halbinsel Baltischport einigermaßen sicher berechnen. Hier entfallen nach Helmersen¹⁾ etwa 90 Fuss Senkung auf 6 Werst, also rund 30 m auf 6400 m. Das ergäbe etwa einen Fallwinkel von noch nicht 20 Minuten. B. Doss²⁾ kommt zu einem noch flacheren Generaleinfallen auf Grund des Auftretens der Unteren Öselschicht nördlich Pernau in 15 m über NN und der Mächtigkeit der liegenden Schichten dieses Horizontes oberhalb des Meeresspiegels. Danach wäre das Generalfallen nur etwa 6 Minuten. Es ist indessen nicht ausgeschlossen, dass dieser geringere Betrag sich durch eine kleine Muldenbildung erklärt.

Andererseits werden auch etwas grössere Winkel angegeben, so von F. Beyschlag und v. Zur Mühlen³⁾ 2—5°. Das sind indessen Ausnahmen, im allgemeinen wird der Winkel nicht viel über 20 Minuten hinausgehen.

Einen auffallend grossen Fallwinkel teilt C. Gäbert⁴⁾ mit. Der eine Punkt liegt nördlich vom Tagebau Mutschnik, wo ein ostwestlich verlaufender Sattel erscheint; eine grössere Störung liegt in einer Schurfgrube 500 m südwestlich des letzteren Tagebaues südlich der Strasse Kuckers—Powando, wo das Einfallen der Schichten eines ostwestlich streichenden Sattels sogar bis 20° heraufgeht. Gäbert betont aber, dass es sich nur um örtliche Störungen vielleicht glazialen Ursprungs handelt. Freilich erschwert die Festigkeit des Gesteins hier die Vorstellung glazialen Zusammenschubs, wie er in Deutschland an manchen Punkten festgestellt ist. Ich möchte in Anbetracht des örtlichen Charakters der Störung eher an unterirdische Auflösung der Kalkschichten denken. Die starke Kluftbildung in den Kalken erleichtert Auslaugungen in der Tiefe, die, wie schon erwähnt, in Estland oft beobachtet sind. Am Jagowalwasserfall versinkt

1) H. v. Helmersen, Über das langsame Emporsteigen der Ufer des baltischen Meeres. Bull. de l'Acad. des Sciences de St.-Petersbourg. Bd. 14, S. 214. 1855/56.

2) B. Doss, Über die Möglichkeit der Erbohrung von Naphthalagerstätten bei Schmarden in Kurland. Korresp.-Bl. d. Naturf.-Ver. zu Riga. Bd. 43, S. 172. 1900.

3) F. Beyschlag u. L. v. Zur Mühlen, Die Bodenschätze Estlands. Zeitschr. f. prakt. Geologie. Bd. 26, S. 148. 1918.

4) C. Gäbert, Über die Ölschiefer in Estland. Braunkohle. Jahrg. 19, S. 597. 1922.

das Wasser, in trockenen Zeiten ganz, in anderen zum Teil, im Kalke, um an anderer Stelle weiter unterhalb wieder hervorzubrechen. Zusammenstürze sind daher nichts Ungewöhnliches, und es wäre deshalb auch hier eine solche Erklärung immerhin naheliegend.

Schöne silurische Falten bildet Karpinsky¹⁾ aus dem Gouvernement Pleskau vom Dorfe Kunitzy am Lowat ab. Das Fallen soll angeblich bis auf 13° und 17° heraufgehen, doch erweckt Fig. 7 den Eindruck, als wenn dieses hier durch Abrutschung am Gehänge bedingt sei.

In ganz grossem Ausmasse aber finden sich Störungen jenseits der Grenze in der Gegend von Petersburg, auf die auch Fr. Schmidt anlässlich der Schilderung der Pantiferschen Aufwölbung aufmerksam macht. Über diese berichtet schon Strangways²⁾. Farbige Bilder zeigen hier im Tale der Pulkowka ausgezeichnete Falten von Blauem Ton, Schiefer, grünem Ton (wohl Dictyonemaschiefer und Glaukonitstufe) und Silurkalk, offenbar Vaginatenkalk; durch Schuttkegel des überlagernden Diluviums ist der Zusammenhang teilweise verdeckt.

Sehr starke Störungen, überkippte und dann verworfene Falten veranschaulichen Kudrjanzew und Lebedew³⁾ aus der gleichen Gegend. Hier sind Falten mit einem Fallen von 30—40° SW—NO vorhanden. Eine zusammenfassende Darstellung mit schönen Profilen, in denen die Überkipnungen und Verwerfungen an der Popowka und Pulkowka gut zum Ausdruck kommen, gab dann Fr. Schmidt⁴⁾. Neuerdings sind diese Störungen wieder von Switalsky⁵⁾ behandelt worden, der kaledonische Faltung, aber auch Eisdruck für möglich hält, also zwei zeitlich

1) A. Karpinsky, Zur Geologie des Gouvernements Pskow. 1886. Fig. 4.

2) Strangways, Geologische Beschreibung der Umgebung von St. Petersburg (russisch). Schriften (Trudy) der Mineralog. Gesellsch. zu Petersburg. I. 1830. (Übersetzung einer Arbeit desselben Verfassers. Transact. Geol. Soc. London. Vol. 5. 1818).

3) N. Kudrjanzew und M. Lebedew, Geologische Beschreibung der Umgebung von Krasnaja und Zarskoje Sselo (Russisch). Schriften (Trudy) der Petersburger Naturforscher-Gesellsch. Bd. 12, S. 1. 1881.

4) Fr. Schmidt, Guide des excursions du VII. Congr. géol. internat. XXXIV. 1897.

5) N. I. Switalsky, Die Lagerung der Gesteine und ihre Tektonik in der Gegend von Pawlowsk, mit mehreren Profilen (russisch). Ekskursionnoje Djelo (Exkursionswesen). Petersburg 1921.

sehr weit auseinanderliegende Faktoren. Trotzdem ich leider keine Gelegenheit hatte, diese Punkte kennen zu lernen, scheint mir doch die Deutung der Entstehung durch Eisdruck von vornherein nicht in Betracht zu kommen. Überfaltungen, Überkipnungen und Überschiebungen sind durch Eisdruck wohl zu erklären; aber Vertikalverwerfungen? So haben wir es offenbar mit einer ausgesprochen orogenetischen Krustenbewegung zu tun, und wir fragen nur nach deren Alter.

In der Petersburger Gegend zeigt das von Fr. Schmidt gegebene (a. a. O. S. 6) Profil 2 deutlich, dass die eingezeichnete Verwerfung postdevonisch ist. Fr. Schmidt beschreibt von hier einen devonischen Mergel, der der „Oberen Linsenschicht“ angeblich konkordant auflagert. Eine wirklich gleichförmige Auflagerung kann ja bei dem allgemein in übergreifender Lagerung auftretenden Devon nicht vorhanden sein, aber auch in Estland würde man nicht imstande sein, an einem Aufschluss geringerer Ausdehnung Abweichungen im Fallwinkel zu beobachten. Jedenfalls aber zeigt die Beschreibung, dass hier von einer vordevonischen Orogenese nicht die Rede sein kann. Über das Alter der nachdevonischen fehlen leider weitere Anhaltspunkte. Ist bei Petersburg also das Devon in gleicher Weise wie das Silur an den orogenetischen Vorgängen beteiligt, so gilt das auch für die schwach einfallenden Schichten in Estland. Denn das hier vorkommende Gesamteinfallen nach Süden ist nur verschwindend geringer als das des Silurs, örtliche Falten sind in derselben Stärke bis 5° vorhanden.

Diesen Betrag stellte O. Burre¹⁾ im Gouvernement Pleskau fest, wobei er auch zwei Überschiebungen beobachtete. Es ist also derselbe Betrag, der auch von Beyschlag und v. Zur Mühlen als obere Grenze im Silur angegeben wird, der aber auch vereinzelt dasteht. Nun sind im Oberen Mitteldevon dieser Gegend Gipslager nicht selten, man muss also bei Bewertung des Einfallens für unsere Frage vorsichtig sein. Ein ähnliches Fallen beobachtete B. Doss²⁾ in einigen Steinbrüchen bei Schlock in Livland. Er beschreibt hier einen flachen Sattel in einigen Steinbrüchen mit einem Streichen von WSW—ONO. Im

1) O. Burre, Über einige Aufschlüsse im Devon des Gouvernements Pleskau. Zeitschr. d. deutsch. geol. Gesellsch. Bd. 72, S. 294. 1920.

2) B. Doss, Über einen artesischen Naturbrunnen bei Schlock in Livland. Korresp.-Bl. d. Naturf.-Vereins zu Riga. Bd. 48, S. 111. 1905.

nördlichen Teil zeigt der hier anstehende tonige Dolomit ein Einfallen von 4° nach NNW, im südlichen Teil von 1° . Auch hier könnte natürlich derselbe Einwand gemacht werden, wie überhaupt immer in dem Gips führenden höheren Mitteldevon.

Aber auch wenn man diese Lagerungsverhältnisse, insbesondere auch die Überschiebungen im erstgenannten Falle, für die Frage beiseite lässt, falls man hier etwa Zusammenschiebung durch Eisdruck für möglich hält, so kommt man doch auch zu gleichen Ergebnissen, wenn man nur die Lagerungsverhältnisse, wie sie im grössten Teile des Ostbaltikums zu beobachten sind, berücksichtigt. Man kann das Einfallen der Unterfläche des mitteldevonischen Altrotsandsteins auf Grund einer bei Dorpat angesetzten Bohrung errechnen. Hier wurde das Silur, und zwar die Untere Oeselschicht, in 135 m erbohrt¹⁾. Da die Grenze des Devons gegen das Silur auf Tage etwa bei Marien-Magdalenen, 25 km nördlich, liegt, so berechnet sich das Einfallen auf etwa 1:185 d. h. also etwa 20 Minuten. Das ist der gleiche Betrag, den v. Helmersen für das Einfallen der Silurschichten auf der Halbinsel Baltischport feststellte. Natürlich muss der Fallwinkel für das Devon infolge der übergreifenden Lagerung ein wenig geringer sein, aber der Unterschied wird eben unmerklich, nur einige wenige Minuten. Dieser verschwindende Unterschied im Einfallswinkel von wenigen Minuten ist es dann aber, der auf Rechnung der Krustenbewegung kommt, die den obersilurischen Meeresboden trocken legte, und dies war dann ein rein epirogener Vorgang.

Eine zweite Bohrung liegt in der Embachstrasse (frühere Tiedemannsche Badestube). Hier wurde das Obersilur schon bei 71 m Tiefe erreicht. Wenn auch der Höhenunterschied beider Bohrpunkte rund 30 m erreicht, so ergibt diese Bohrung doch, dass hier das Obersilur noch mehr als 30 m höher liegt. Das könnte auf Erosion der silurischen Landfläche während der Unterdevonzeit beruhen, würde andererseits aber auch durch eine postdevonische Sattelbildung mit folgender Abtragung erklärt werden können, wobei sich etwa eine Neigung des nördlichen Sattelflügels um $1/2^{\circ}$ gegen Nord ergeben würde.

1) L. v. Zur Mühlen, Der geologische Aufbau Dorpats und seiner nächsten Umgebungen. Sitzungsber. d. Naturf.-Gesellsch. zu Dorpat. Bd. 21, S. 20. 1912.

In beiden Fällen wird infolge des flachen Einfallens die Möglichkeit bestehen, die Lagerungsverhältnisse des Devons noch rein epirogenetisch durch die Hebungsvorgänge zu erklären, die im Oberdevon das eingedrungene Meer wieder zurückdrängten. Vielleicht gilt das auch noch für die auf der Karte sich deutlich ausprägende Mulde (vergl. besonders die abgedeckte Karte in R. Kupffer, Baltische Landeskunde) im Gebiete der Aa und Windau, für deren Deutung Anhaltspunkte fehlen (vergl. unten). Für Orogenese dagegen spricht schon ein Sattel, den Doss¹⁾ aus dem Wiederauftauchen der sonst gewöhnlich unten liegenden devonischen Tone am Kobratokrüge 10 km nördlich von Dorpat folgert und der sich heute zwar leider nicht mehr untersuchen lässt, dessen Vorhandensein aber eine mehr als doppelt so grosse Neigung der Devonschichten unmittelbar nördlich Dorpat gegenüber der obigen Angabe bedeuten würde. Vor allem aber erwähnt C. Grewingk²⁾ einen Sattel bei Dorpat, der in Richtung Nord-nordwest-Südsüdost streichend ein Einfallen bis zu 3° besitzt, das also wohl unbedingt als orogenetisch betrachtet werden muss. Man wird daher wohl auch die schwache Neigung der silurischen Schichten zusammen mit den devonischen auf Rechnung dieses postdevonischen orogenetischen, bei Petersburg besonders stark zum Ausdruck kommenden Vorgangs setzen dürfen, während die vorangegangene epirogene Bewegung jungobersilurischen bis frühunterdevonischen Alters nur eine Neigung von ganz wenigen Minuten hervorrief.

Über den Verlauf dieser epirogenen Bewegung habe ich mich bereits früher geäußert³⁾. Die Hebung begann im Norden an der Geantiklinale Finnland und schritt allmählich nach Süden vor. In Ösel liegen im mittleren Teile der Insel Dolomite mit der bekannten Eurypterusfauna, die wohl bereits in den Bereich des Landes gelangt sind, während im südlichen Teile noch marine Flachwasserablagerungen vorhanden sind. Die Hebung kam im Unterdevon zum Stehen. Dann sank der Süden wieder in

1) B. Doss, Gutachten über das Projekt einer Grundwasserversorgung der Stadt Dorpat. Riga 1906. S. 5.

2) C. Grewingk, Erläuterungen zur zweiten Ausgabe der geognostischen Karte Liv-, Ehst- und Kurlands. Archiv f. Naturk. Liv-, Ehst- und Kurlands. 1. Ser., Bd. 8, S. 436. 1879.

3) H. Scupin, Die Umkehrung von Strandverschiebungen in der Erdgeschichte. Sitzungsber. d. Naturf.-Gesellsch. Dorpat. Bd. 30, S. 3. 1923.

einer flachen Geosynklinale ab. Die kontinentalen Bildungen des Altrotsandsteins, die sich in Galizien und Podolien ohne Unterbrechung an die obersilurischen Ablagerungen anschliessen, rückten im Mitteldevon nach Norden weiter vor, bis die Senkung nicht mehr durch die Aufschüttung kompensiert werden konnte und ein neuer Meereseinbruch im oberen Mitteldevon erfolgte. Bei Beginn des Oberdevons zeigt sich im Westen erneute Trockenlegung; kontinentale Ablagerungen treten hier wieder an die Stelle der marinen und schieben sich nach Osten vor, wobei durch die Bildung der „Oberen Sandsteinstufe“ ähnliche Verhältnisse wiederkehren, wie in der Unteren Sandsteinstufe am Beginn des Mitteldevons. Auch diese Bewegungen bleiben rein epirogenetisch.

Welcher Zeit aber gehören nun die zweifellos vorhandenen orogenetischen postdevonischen Bewegungen des Ostbaltikums an?

Von jüngeren Formationen folgen zunächst Ablagerungen des Zechsteins in Kurland und Litauen. Sie tauchen nach Süden unter und sind in dem Bohrloche Purmallen bei Memel in 232,6 m Tiefe wieder erbohrt¹⁾. Daraus ergibt sich für den Zechstein von Schablausk bis Purmallen auf etwa 120 km eine Neigung von 1:515, die etwa einem Generalfallen von 7 Minuten entspricht. Das ist allerdings weniger als der im älteren Paläozoikum beobachtete Fallwinkel, aber auch das Devon fällt hier flacher. Grewingk berechnet für die Devondolomite von Puipe über Popilany, Prekuln nach Libau einen Winkel von 1' 42", wobei natürlich ebenso wie für den Zechstein unentschieden bleiben muss, inwieweit das schwache Generalfallen durch örtliche kleinere Falten bedingt ist. Man wäre damit also nicht zur Annahme einer vorausgehenden orogenetischen Bewegung genötigt.

Transgredierende Lagerung zeigt der Zechstein im Stromgebiet der oberen Windau und ihrer rechtsseitigen Nebenflüsse. Hier liegt der Zechstein in einzelnen vom Diluvium unterbrochenen Vorkommen teils auf Mittel- teils auf Oberdevon. Leider sind keine hinreichenden Anhaltspunkte vorhanden, um zu entscheiden, ob die oben schon genannte, im Kartenbilde zum Aus-

1) Vergl. C. Grewingk, Das Bohrloch von Purmallen bei Memel im Lichte der geognostischen Kenntnis seiner Umgebung. Sitzungsber. d. Naturf.-Gesellsch. Dorpat. Bd. 4, S. 571, 1878.

druck kommende flache Mulde im Stromgebiete der Aa und Windau einer *orogenetischen* Bewegung variszischen oder saalischen Alters zuzuschreiben ist oder einer *epirogenen* Bewegung. Als solche kommt nicht etwa die *epirogene* Abwärtsbewegung am Beginn des Zechsteins in Frage, denn die Zechsteintransgression traf bereits einen abgetragenen Devonsattel (bezw. eine „Kleingebirgsklinale“), sondern es könnte diese in Rede stehende Wellung auch nur wieder auf die *grosse* *epirogene* Aufwärtsbewegung im Oberdevon zurückzuführen sein. Dass eine aufsteigende Fläche bei dieser Bewegung völlig starr ist, kann ja von vornherein nicht erwartet werden, so dass leichte Verbiegungen immer im Bereich der Wahrscheinlichkeit liegen. Auch besteht weiter die Möglichkeit vordyadischer Auslaugungen unterhalb einer grösseren Fläche gerade in diesem Gebiete innerhalb des gipsführenden Mitteldevons.

In jedem Falle aber sind noch nachdyadische *orogene* Krustenbewegungen vorhanden, an denen auch noch Jura und Kreide teilgenommen haben. Freilich kommen diese hier nur in einem sehr schwachen Generalfallen zum Ausdruck, das sich von Baltiski bei Kowno bis Purmallen auf 2' 50" berechnet. Wie Grewingk hervorhob, zeigen Gesteine, soweit sie zu Tage ausgehen, herzynisches oder rheinisches Streichen. Schon damals nahm Grewingk hier junge Bewegungen an, wobei er von gleichförmigen Fältelungserscheinungen spricht, was man nach oben Gesagtem für *Orogenese* in Anspruch nehmen kann.

Weiter südlich in Ostpreussen liegt die Kreide auf Oberem Jura, und zwar muss, da nach Norden zu immer jüngere Horizonte der Oberkreide sich auf den leicht nach Süden geneigten Jura lagern, diese Neigung älter als die Oberkreide sein, die sich ebenfalls noch schwach nach Süden senkt. Die Lagerungsverhältnisse werden durch die sich auf eine grosse Zahl von Bohrungen gründenden schematischen Profile von A. Jentzsch¹⁾ und A. Tornquist²⁾ gut veranschaulicht. Es kann gar keinem Zweifel unterliegen, dass der Beginn der Neigung der Juraplatte rein *epirogenetisch* war. Die Abweichung der Schichtenneigung innerhalb der Kreide, etwa Emscher-Senongrenze, von der Auflagerungsfläche und die Abweichung dieser letzteren von den

1) A. Jentzsch, Neue Gesteinsaufschlüsse in Ost- und Westpreussen 1893—1895. Jahrb. d. preuss. geol. Landesanst. f. 1896. S. 1, Taf. IV, 1897.

2) A. Tornquist, Geologie von Ostpreussen, Berlin 1910, S. 227.

Schichtgrenzen innerhalb des Jura, etwa Dogger-Malm, ist so minimal, dass sie vollständig durch die beiden epirogenetischen Vorgänge, die angenommen werden müssen, erklärt wird; was dann noch in diesem ganzen Schichtenstoss an Neigung übrig bleibt, ist postkretazischen Alters. Diese Auflagerungsfläche bestimmt sich durch die Beobachtungen in den Bohrungen von Heilsberg in Ostpreussen, Heydekrug, Gropischken, von denen die letztere bereits etwas nördlich der Kreidegrenze liegt. Die erste durchbohrte nach Durchsinken der Kreide noch 61 m Kimmeridge über Oxford, während die letzte unmittelbar unter Diluvium Oberen Oxford traf, wobei also noch zu berücksichtigen ist, dass ein Teil der Abtragung hier schon postkretazisch oder jungkretazisch sein könnte¹⁾. Die Abweichung dieser Auflagerungsfläche vom Einfallen der Juraschichten würde danach bei einer Entfernung von 160 km zwischen Heilsberg und Gropischken dem Verhältnis von 1 : 2623 entsprechen, d. h. etwa $1\frac{1}{3}$ Minuten.

Man muss sich dabei vergegenwärtigen, dass die Neigung der Auflagerungsfläche der Kreide auf dem Jura bedingt wird durch eine positive Orogenese (= negative Strandverschiebung), also die Heraushebung des jurassischen Meeresbodens, die allmählich von Norden nach Süden fortschritt, wobei gleichzeitig auch die Abtragung von Norden her begann. Ihr folgte eine negative Epirogenese (= positive Strandverschiebung), also eine flache Einsenkung, die umgekehrt von Süden nach Norden fortschritt und nach Norden hin immer jüngere Kreideschichten unmittelbar auf die geneigte Ablagerungsfläche niederschlug. Man wird also bei dem ersten Vorgang nicht an eine kimmerische Orogenese zu denken haben.

Die Neigung der Kreideschichten beträgt nach A. Tornquist von Königsberg bis Heilsberg 130 m auf 65 km = 1 : 500, was einen Fallwinkel von noch nicht $7\frac{1}{4}$ Minuten ergibt. Dieser Winkel entspricht etwa dem Fallwinkel des Zechsteins zwischen Purmallen und dem Kurländischen Zechstein, wie ihn C. Grewingk berechnete (vergl. oben). Dass trotz dieses hier vorhandenen geringen Betrages postkretazische orogenetische Bewegungen vorliegen, zeigt eine Karte von A. Jentzsch²⁾, die

1) A. Tornquist a. a. O. und S. 39.

2) A. Jentzsch, Der tiefere Untergrund Königsbergs mit Beziehung auf die Wasserversorgung der Stadt. Jahrb. d. preuss. geol. Landesanst. f. 1899. Taf. 12, 1900.

auf Grund zahlreicher Bohrungen in Ostpreussen zusammengestellt ist. Hier ist deutlich ein Sattel mit nordöstlich gerichteter Achse sowie eine kleinere Spezialmulde erkennbar.

Über Falten in der Kreide und im Oligozän der Gegend von Grodno berichtete auch schon C. Grewingk¹⁾. Hier wurde beim Dorfe Mela eine schildförmige Erhebung von Kreide mit einem Einfallen von 38° NNO bis N von ihm beobachtet. Weiter südlich bei Golowicze liegt ein ebenso gerichteter Oligozänsattel, der bis zu 30° Fallen zeigt. Dieses starke Fallen ist indes insofern verdächtig, als bei Grodno unter der Kreide die Dolomitstufe des Oberen Mitteldevon mit Gips erbohrt ist²⁾, so dass man hier wohl an Einbrüche in Folge von Auslaugungen zu denken hat.

In jedem Falle bleibt eine postkretazische Orogenese, neben der aber noch eine postkretazische vorunteroligozäne Epirogenese zu unterscheiden ist. Diese letztere muss angenommen werden wegen der nach Süden zunehmenden Mächtigkeit des Unteroligozäns und der offenbar küstenferneren Ausbildung des Miozäns im südlichen Teil von Ostpreussen, worauf schon A. Tornquist aufmerksam gemacht hat. Sie ging offenbar der ersteren voraus, denn auch das Tertiär blieb nicht ungestört. Schon das von C. Grewingk a. a. O. Taf. 1 abgebildete sehr stark überhöhte Profil zwischen Nigranden und Lehnen in Westkurland zeigt, dass die Unteroligozänschichten zusammen mit der Kreide leicht muldenförmig gebogen sind.

Unbedingt orogenetisch aber sind die von F. Kaunhoven³⁾ beobachteten Störungen, der bei Orlau einen Miozänhorst feststellte, nachdem er schon früher auf Faltenbildung im Untergrunde des ostpreussischen Diluviums hingewiesen hatte⁴⁾, und damit kommen wir bereits zu den Störungen ganz jungen Alters, einer glazialen bis spät- oder postglazialen.

1) C. Grewingk, Zur Kenntnis ostbaltischer Tertiär- und Kreidegebilde. Arch. f. Naturk. Liv-, Est- und Kurlands. 1. Ser., Bd. 5, S. 209, Taf. 1. 1872.

2) O. v. Linstow, Die Mineralquellen von Westrussland und Galizien. Denkschrift zur Aufsuchung von Salzlagerstätten im besetzten Gebiet. Bezirksverwaltung Kowno 1918. S. 20.

3) F. Kaunhoven, Arbeitsbericht im Jahrb. d. preuss. geolog. Landesanst. f. 1921. S. XL.

4) F. Kaunhoven, Der Bernstein in Ostpreussen, ebenda f. 1913 II. S. 48.

zialen Orogenese, die sich im Süden des Ostseegebietes schwächer, im Norden stärker äussert.

Sehr interessant sind in dieser Beziehung Angaben von B. Doss³⁾ über einige bei Windau niedergebrachte Bohrlöcher, von denen das eine, bei etwa 3,5 m über dem Windauspiegel liegende, mit 105,16 m Tiefe Postglazial, Spätglazial und Glazial durchbohrte. Der Yoldia-Ton lag bei 49,07 m, also 45,57 m unter dem Windauspiegel. In einem anderen Bohrloch auf dem Marktplatz wurde noch bis 121 m Tiefe Glazial angetroffen. Aus der Lage des Yoldia-Tones in drei Bohrlöchern in etwa $1\frac{1}{4}$ km Entfernung ergab sich ein etwa nordwestliches Einfallen von $1^{\circ}32'$. Trotz des flachen Einfallens, dessen Betrag aber doch erheblich über die Neigung bei epirogenetischen Bewegungen hinausgeht und jedenfalls in rein orogenetischen Gebieten wie z. B. der sächsisch-böhmischen Kreide vorkommt, wird man diese Falte noch als orogenetisch bewerten können, zumal das Fallen dem skandinavischen Schilde entgegenläuft, namentlich aber im Hinblick auf andere Erscheinungen, die intradiluviale oder spätglaziale Krustenbewegungen im baltischen Gebiet beweisen. So ist namentlich im Süden des Gebietes auf Ostpreussen hinzuweisen.

Schon vor 50 Jahren hatte A. Jentzsch¹⁾ auf Beziehungen zwischen Morphologie und Tektonik in Ostpreussen aufmerksam gemacht, indem er betonte, dass wohl in allen Gegenden, die sich mehr als 300—400 Fuss erheben, unter der Diluvialdecke ein tertiärer oder vortertiärer Kern das jetzige Meeresniveau überrage. Einige Jahre später brachte er den Gedanken bestimmter zum Ausdruck²⁾. Er zeichnete auf Grund der Morphologie tektonische Linien in Ost- und Westpreussen sowie in Pommern, die mit der erzgebirgischen, rheinischen und herzynischen Richtung zusammenfallen. Nun hat nach den Beobachtungen von O. Jaekel, E. Geinitz u. a. über quartäre Störungen auf Rügen und in Mecklenburg in allerletzter Zeit

1) B. Doss, Über die geologischen Aufschlüsse einiger Tiefbohrungen in Windau. Korresp. Bl. d. Naturf.-Vereins, Riga. Bd. 51, S. 73. 1908.

2) A. Jentzsch, Das Relief der Provinz Preussen. Schriften d. phys. ökonom. Ges. zu Königsberg. Bd. 17, S. 176. 1876.

3) A. Jentzsch, Der Untergrund des norddeutschen Flachlandes. Ebenda. Bd. 22, S. 45. 1881.

E. Kraus¹⁾ auch in Ostpreussen junge diluviale tektonische Bewegungen erkannt. Er prägt dabei für diese jüngste Dislokationsperiode den Namen „Baltische Dislokationsphase“.

Diese Beobachtungen passen aufs Beste zu den Erscheinungen auch im Ostbaltikum. Schon E. Koken²⁾ hatte in einer Übersicht über die Geologie Estlands bei Schilderung des älteren Paläozoikums betont, dass der Einbruch des Finnischen Meerbusens ein junges geologisches Ereignis sei und dass dabei gelegentlich ein Horst stehen geblieben sei, wie die Insel Hogland, auf dem dann das Diluvium auf kristallinem Felsen liegt.

Ebenso hat dann O. v. Linstow³⁾ die Vermutung ausgesprochen, dass die von ihm angenommenen und kartographisch festgelegten Solquellenspalten, also ein klarer Ausdruck rein orogener Bewegungen, diluvial seien, und zwar junginterglazial. Er weist darauf hin, dass dem Erdinneren durch diese Solquellen grosse Salzmenge entzogen wurden (z. B. bei Druschkieniki mindestens 2386 kg täglich, im Jahre also 871 Tonnen). Wären die Spalten tertiären, etwa miozänen Alters, so hätten sich Hohlräume ergeben müssen, die sehr bedeutende Erdsenkungen auch in Gebieten des Altrotsandsteins — im Devondolomit sind sie ja nichts Seltenes — im Gefolge haben mussten, obwohl das Salz nicht in Lagern, sondern nur als feine Imprägnation auftritt. So verlegt v. Linstow dementsprechend das Aufreissen von Spalten in viel spätere Zeit. Man wird diesen Ausführungen nur beipflichten können.

Sehr viel energischer aber sind diese jungen Krustenbewegungen im Norden, im Gebiet des Finnischen Meerbusens. Die West-Ost-Erstreckung dieses Meeresteils passt schon von vornherein nicht zu der Vorstellung einer Aushobelung durch Eis wie für den Hauptteil der Ostsee, und es drängt sich daher bereits rein morphologisch der Gedanke an einen Grubenbruch auf, namentlich auch bezüglich der weiteren Fortsetzung, Ladoga-See, Onega-See, Weisses Meer. So hat auch Seder-

1) E. Kraus, Die Quartärtektonik Ostpreussens. Jahrb. d. Preuss. geol. Landesanst. f. 1924. Bd. 45, S. 633, 1925.

2) E. Koken a. a. O. S. 398.

3) O. v. Linstow, Die Mineralquellen von Westrussland und Galizien. a. a. O. S. 35. Kowno 1918.

holm¹⁾ diese Zone als Bruchzone angesehen, die Fennoskandia von der russischen Platte schied, indem er den Dislokationen in Analogie mit den grossen nordatlantischen Brüchen ein tertiäres Alter gab. Auch J. Leiviskä²⁾ hält die jüngeren Bruchspalten im südlichen Finnland im allgemeinen für tertiär, meint aber, dass kleinere Brüche auch wahrscheinlich während der Eiszeit und nach der Eiszeit entstanden seien. Bruchbildungen im Ostseegebiet und bei den Ålandsinseln erwähnten auch schon Karpinsky³⁾ und R. Credner⁴⁾, von denen der letztere auch auf die beträchtlichen Schichtenstörungen in den Grundgebirgskernen des Samlandes hinweist. Reibungsbrekzien auf dem Porphyrr der Insel Hogland im Finnischen Meerbusen beobachtete Ramsay⁵⁾, der Hogland ebenfalls als stehengebliebenen Horst in einem abgesunkenen Gebiet betrachtet. Högbom⁶⁾ nimmt ebenfalls im Ostseegebiet tertiäre Brüche an, und nennt dabei auch eine den Finnischen Meerbusen südlich begrenzende Bruchlinie. Das eine der von ihm wiedergegebenen Profile nach Ramsay (S. 160), das die möglichen Lagerungsverhältnisse veranschaulichen soll, zeigt hier eine abgesunkene südliche Scholle.

Mit aller Bestimmtheit vertrat zuletzt B. Doss⁷⁾ den Gedanken eines Abbruchs am estnischen Glint, von mindestens 125 m, wahrscheinlich aber viel grösserer Sprunghöhe, auf Grund einer Bohrung auf der Insel Kokskär, 35 km nordöstlich Reval,

1) J. Sederholm, Über Bruchlinien mit besonderer Beziehung auf die Geomorphologie von Fennoskandia (Compt. rend. XI. Congr. géol. internat. Stockholm. S. 865. 1910) sowie Weitere Mitteilungen über Bruchspalten mit besonderer Beziehung zur Geomorphologie von Fennoskandia. Fennia 34. Nr. 4. 1913.

2) J. Leiviskä, Zu den Küstenfragen. Fennia 27. Nr. 4, S. 9. 1908.

3) A. Karpinsky, Der allgemeine Charakter d. Schwankungen der Erdkruste im Bereich des europäischen Russlands (russisch). Bull. Acad. Sc. St.-Petersbourg. I. S. 17. 1894.

4) R. Credner, Über die Entstehung der Ostsee. 6. Jahresber. d. Geogr. Gesellsch. Greifswald. S. 74. 1896.

5) W. Ramsay, Hoglands geologiska byggnad. Geol. Fören. i Stockholm Förh. XII. Nr. 6. Referat N. Jahrb. f. Min. etc. 1892 I. S. 77.

6) A. G. Högbom, Fennoskandia, Handbuch d. Regionalen Geologie 13. S. 3.

7) B. Doss, Über die Herkunft des Naturgases auf der Insel Kokskär im Finnischen Meerbusen nebst Bemerkungen über die Entstehung der Insel. Centralbl. f. Min. etc. 1913. S. 609.

ohne sich indes näher über das Alter der Verwerfung zu äussern¹⁾. Hier war zur Erlangung artesischen Wassers ein Bohrloch bis auf etwa 115 m Tiefe niedergebracht worden, ohne dass die Diluvialablagerungen durchsunken wurden, die Doss als Äs deutete. Bei 27 m wurden dabei brennbare Gase angebohrt, die offenbar auf dieser Bruchspalte aufdrangen und zu dem grossen Ausbruch von 1903 führten. Lange Jahre noch haben diese Gase zur Beleuchtung des dortigen Leuchtturmes gedient, und noch 1912 erfolgte der Gasausbruch gelegentlich unter explosionsartigen Knallerscheinungen. Mit Recht nahm B. Doss an, dass die Gase dem Dictyonemaschiefer entstammen, und glaubte so auch darin eine volle Bestätigung seiner Annahme einer Bruchspalte im Süden des Finnischen Meerbusens finden zu können. Hier handelt es sich indes im Gegensatz zu dem von Högbom wiedergegebenen schematischen Profil um eine abgesunkene nördliche Scholle. Mit der Annahme eines Grabens längs der Küste liessen sich beide Auffassungen vereinigen, die gut der Tatsache entsprechen würde, dass hier am Glint im westlichen Teile des Finnischen Meerbusens die grösste Wassertiefe liegt. In Anbetracht der grossen Höhendifferenz in der Lage des Diluviums auf dem Festlande und der Insel wird man mindestens diesen letzten Abbruch, wie schon bei anderer Gelegenheit²⁾ von mir betont wurde, als intradiluvial oder jungdiluvial anzunehmen haben, zumal sich ähnliche Verhältnisse auch auf der Insel Wrangelsholm zeigten. Auch hier war vor einigen Jahren eine Bohrung im Diluvium angesetzt worden, das, soweit dies die mir zugänglich gemachte Bohrtabelle erkennen liess, bei 67 m noch nicht durchsunken war und ebenfalls von unten aufgedrungene Gasansammlungen enthielt. Man muss sich dabei vergegenwärtigen, dass der ursprüngliche Betrag der Sprunghöhe verschieden anzunehmen sein wird, je nachdem die postglaziale epirogenetische Hebung des von Spalten durchsetzten Gebietes, also des Küstengebietes einschl. der Inseln jenseits der Bruchspalte, gleichmässig erfolgte oder die einzelnen Schollen verschieden schnell an den Bruchlinien aufstiegen, was ich, wie gesagt,

1) Vergl. H. Scupin, Zur Petroleumfrage in den baltischen Ländern. Acta et commentationes universitatis Dorpatensis A VI 11. S. 5.

2) H. Scupin, Alter und Herkunft der ostbaltischen Solquellen und ihre Bedeutung für die Frage nach dem Vorkommen von Steinsalz im baltischen Obersilur. Acta et comment. universitatis Dorpatensis A X 2. S. 9. 1926.

auch mit der Vorstellung einer epirogenetischen Bewegung im Gefolge einer orogenetischen für vereinbar halte.

Die Fortsetzung dieser Dislokationen nach Osten ist dann in den oben geschilderten starken Störungen in der Gegend von Petersburg gegeben, von denen vorläufig dahingestellt bleiben muss, in wie weit es sich hier um im Quartär wieder aufgelebte tertiäre Krustenbewegungen handelt, wie sie einige Forscher annehmen. Gerade hier würden vielleicht Spezialuntersuchungen auf diese Frage hin am meisten Aussicht auf Erfolg bieten, die sich dann auch auf Ladoga- und Onegasee sowie das Weisse Meer erstrecken sollten.

Jedenfalls fügt sich die Annahme diluvialer orogener Krustenbewegungen am Glint gut in das Gesamtbild ein, wie es sich für das östliche und südliche Ufer der Ostsee durch die Verhältnisse in Ostpreussen, die Spalten in Litauen und Kurland und schliesslich weiter im Westen die quartären Dislokationen auf Rügen und in Mecklenburg ergibt. Die Beobachtungen am Yoldia-Ton im Untergrund von Windau würden eine Fortdauer der Orogenese bis in postglaziale Zeit beweisen, bis dann wieder die rein epirogenetischen Bewegungen zur Alleinherrschaft gelangen.

Nachtrag.

Nachdem die obigen Ausführungen niedergeschrieben und im Mai 1926 zur Drucklegung eingesandt waren, erschien wenige Monate später das Buch von S. v. Bubnoff, Geologie von Osteuropa, das die hier berührten Fragen ebenfalls anschnidet und zu dem ich daher noch nachträglich Stellung nehmen möchte.

S. v. Bubnoff folgert aus der übergreifenden Lagerung des mitteldevonischen Altrotsandsteins über die verschiedenen Stufen des Silurs orogenetische Bewegungen kaledonischen Alters. Ich habe oben bereits ausgeführt, weshalb diese Annahme nicht zutreffend ist. Es handelt sich, um noch einmal zusammenzufassen, nicht um eine orogenetische, sondern um eine epirogenetische Diskordanz, wie ich schon in meinen älteren das Baltikum betreffenden Arbeiten ausgeführt habe. Die geringe Mächtigkeit der einzelnen Silurstufen in Verbindung mit dem breiten Ausstrich auf der Grewingkschen Karte zeigt bereits die ganz

schwache Neigung der Schichten, die im allgemeinen höchstens $1/3-1/2^{\circ}$ erreicht, im Gebiet der Stufen G und H aber auf etwa 1:1000 heruntergeht. Eine positiv gerichtete epirogenetische Bewegung von ganz wenigen Minuten genügt, wie gezeigt, vollständig, um allmählich von Norden nach Süden fortschreitend den Meeresboden des Silurs über den damaligen Meeresspiegel herauszuheben, auch wenn das Meer nicht so flach gewesen wäre, wie dies tatsächlich der Fall war, und in Verbindung mit der gleichzeitig einsetzenden und während der Landzeit des Unterdevon fortschreitenden Abtragung, sowie den von Süden her vordringenden Wüstenablagerungen des Mitteldevons diese Diskordanz zu schaffen. Die minimale Abweichung in der Neigung der Silurschichten von denen des Mitteldevons entspricht der Neigung, welche der silurische Meeresgrund bei diesem epirogenetischen Vorgang durch Aufsteigen im Norden erfuhr. Der Hauptanteil der Neigung von höchstens $1/2^{\circ}$ betrifft also die Devonschichten mit, kann also nicht kaledonisch sein, abgesehen davon, dass auch die Entfernung von dem nordeuropäischen kaledonischen Gebirge keineswegs zu einer derartigen Erklärung drängt.

Mit Tornquist betrachtet v. Bubnoff die Kippung der von ihm angenommenen „kaledonischen Achse“ als präoberkre-tazisch, fügt aber ausdrücklich hinzu, dass „damit nicht behauptet werden soll, dass nicht gleichsinnige Bewegungen schon die Verteilung von Zechstein und Callovien bedingen“.

Das Letztere muss in der Tat unterstrichen werden. Eine lange Kette von positiven und negativen epirogenetischen Bewegungen vom Praecambrium bis ins Quartär ist nachweisbar. Wenn wir von den kleineren Schwankungen absehen, bleiben, wie gezeigt, als weitgreifende epirogenetische Bewegungen übrig im Präkambrium eine positive und eine negative Epirogenese, am Ende des Unterkambriums eine positive, am Beginn des Untersilurs eine negative, zu der innerhalb des Untersilurs noch zweimal eine positive und eine negative tritt, bei Beginn des Obersilurs eine positive und eine negative, am Schlusse desselben eine positive, im Mitteldevon eine negative, im höheren Oberdevon eine positive Epirogenese. Eine negative und eine positive Epirogenese bezeichnen Beginn und Abschluss der baltischen Zechsteinablagerungen, in gleicher Weise wird eine negative Ursache der Callovientransgression, während eine positive die

Trockenlegung am Ende des Malm veranlasst. Es folgt eine negative, die Transgression der Oberkreide bedingende, eine positive als Abschluss derselben, ebenso wiederholt sich im Süden der Wechsel negativer und positiver Epirogenese im Oligozän, während sich westlich der Weichsel die positive Epirogenese bis an die Wende von Oligozän und Miozän hinausschiebt, noch einmal gefolgt von einer präglazialen negativen Epirogenese. Erst das Diluvium bringt dann hier wirkliche orogenetische Bewegungen, auf die auch alles, was an eigentlichen Falten im älteren Paläozoikum vorhanden ist, zurückgeführt werden muss. Es wurde gezeigt, dass hierzu auch ein Teilbeitrag der ganzen „Kippung“ der baltischen Platte gehört und dass diese orogenetische Bewegung auch im tiefsten Postglazial noch weiterzugehen scheint in Zusammenarbeit mit Epirogenese und Isostasie infolge des Nachlassens des Eisdruckes. Auch heute noch setzt sich die Epirogenese in einem Aufsteigen des nördlichen Baltikums bzw. einer Einsenkung des südlichen Gebietes fort, wie zuletzt A. Mieler¹⁾ gezeigt hat.

Die Tendenz der Epirogenese seit dem Präkambrium bis heute ist die gleiche geblieben, Aufsteigen im Norden, Senkung im Süden, gewissermassen Drehung um eine Achse, die nur zu verschiedenen Zeiten verschieden lag. Gerade diese Tendenz zur Bildung einer Geosynklinale im Süden, einer Geantiklinale im Norden lässt mir die Annahme von „Oscillationen“, ein Auf- und Niedertauchen des Meeresbodens, als unbefriedigend erscheinen und macht mir die einheitliche Erklärung einer andauernden Senkung mit Aufschüttung im Süden, einer dauernden Hebung mit Abtragung im Norden bei wechselnder Drehungsachse wahrscheinlich, wie ich dies früher ausgeführt habe²⁾. Die Drehung einer zum Teil vom Meere bedeckten Fläche um eine untermee-

1) A. Mieler, Ein Beitrag zur Frage des Vorrückens des Peipus an der Embachmündung und auf der Peipusinsel Pirisaar in dem Zeitraum von 1682—1900. Publ. Inst. Univ. Dorpat. Geograph. Dorpat. Act. et comm. Univ. Dorpatensis A IX 2. 1926.

2) Vergl. hierzu H. Scupin, Die Umkehrung von Strandverschiebungen in der Erdgeschichte. Sitzungsber. d. Naturf. Ges. b. d. Universität Dorpat. Bd. 30, S. 3., 1923 und Transgression und Regression als einheitlicher Vorgang. Geol. Rundschau. Bd. 14, S. 328. 1923.

rische Achse im Sinne einer Hebung des landwärtsgelegenen Meeresbodens und des Landteils bedingt positive Epirogenese, negative Strandverschiebung, die Drehung um eine landeinwärtsliegende Achse im gleichen Sinne bedingt positive Strandverschiebung d. h. negative Epirogenese, also Strandverschiebungen im entgegengesetzten Sinne ohne Umkehrung der Drehungsrichtung, nur mit verlagerter Drehungsachse.

Es bliebe noch die Frage zu erörtern, wann die diluviale Dislokationsphase, die im mittleren Diluvium ihren Höhepunkt erreicht, ihren Anfang genommen hat. Die Betrachtung des schematischen Profils bei Tornquist (a. a. O.), das auch bei v. B u b n o f f zur Darstellung gebracht ist, könnte zu der Vorstellung Veranlassung geben, dass sie bereits vor dem Diluvium begonnen habe, doch könnte die dauernde epirogenetische Einsenkung im Süden bis zu Beginn des Diluviums schon zur Erklärung der Diskordanz zwischen Diluvium und den älteren Schichten genügen; immerhin bleibt die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass diese orogenen Krustenbewegungen schon im Präglazial eingesetzt haben.

MIKROORGANISMIDE KUI BIOLOO- GILISTE REAKTIIVIDE TÄHTSUSEST KEEMIAS

PROF. K. SCHLOSSMANN

TARTU ÜLIKOOI BAKTERIOLOOGIA KABINETI JUHATAJA

AVEC UN RÉSUMÉ FRANÇAIS :

LE RÔLE DES FERMENTS MICROBIENS DANS LA CHIMIE

TARTU 1926

Juba kaugetel möödunud aegadel oli inimkond tuttav nende nähtustega, mis olenesid mikroobide elutegevusest, kuid teadusliku mikrobioloogia isaks tuleb lugeda Louis Pasteur'i (1822—1895). Tema kui oma aja silmapaistev keemik juhtis esimesena tähelepanu mitmekesiste keemiliste transformatsioonide peale, mida mikroobid looduses esile kutsuvad. Oma uurimiste tulemuste põhjal fikseeris Pasteur järgmiselt mikroobide tähtsuse: „Kui kaoksid meie planeedi pinnalt mikroobilised olevused, siis muutuks maapind lühikese aja jooksul surnud orgaanilise aine ja surnukehade lademeks, kus elu võimatuks muutuks.“ Pasteur tõestas, et mikroobid on mitmekesiste reaktiivide kandjaks, mis põhjustavad liit-aine transformatsiooniprotsessi. Surnud liit-aine transformeerub mikroobide toimel väga mitmel viisil ja lõpp-produktidena ilmuvad lihtsad anorgaanilised ained. Seesugust transformatsiooni nimetatakse orgaanilise aine mineralisatsiooniks. Sel teel tekkinud lihtsaid aineid tarvitavad mikroobid ja taimed uue elusa materia sünteesiks. Niisuguse suure ja keerulise bioloogilise protsessi juures on maksev seadus: materia ei kao, vaid muudab kohta.

Teadusliku mikrobioloogia arenemise algusest peale selgus, et mikrobioloogia ja keemia peavad ligemas kontaktis viibima ja et käsikäes sammumine kindlustab nende mõlemate teadusharude tuleviku saatuse. Vaatamata selle peale leidis mikrobioloogia kõige suuremaid vastaseid keemikute laagris, kus Liebig kui üks silmapaistvam Pasteuri fermentatsiooniteooriat ei pooldanud. Kauakestvate vaidluste järel formuleeris Duclaux mikroobide elutegevuse tähtsuse järgmiselt: „Mikroobide elu on palju tundlikum reaktiiv kui meile tuntud kõige tundlikumad keemilised reaktiivid.“ Bioloogiline meetod tungis selle järele samm-sammult keemiasse, kuid peab tähendama, et veel tänini

seisavad erilised keemilised küsimused mikrobioloogias teisel kohal ja keemikute ringkondades ei ole märgata väärilist huvi bioloogiliste meetodite vastu.

Paar näidet selle seisukorra valgustamiseks. Pasteur näitas, et bioloogilise reaktiivi — mikroobide — abil võib lahutada viinahappe isomeerisid. Võtame optiliselt indifferentse viinahappe-soola lahuse ja kasvatame selles *Penicillium glaucum*'it. Me leiame, et lahus hakkab kord-korralt pahemale poole pöörduma, sest nimetatud hallitusseen lahutab paremale poole pöörava viinahappe isomeeri. Sama resultaadi saavutamiseks tarvitab aga tänini enamik keemikuid harilikke keemilisi reaktiive, hoidudes tarvitamast määratud bioloogilise reaktiivi allikat, mida pakub meile elus loodus.

Bioloogiliste reaktiivide — mikroobide — toime on sagedasti palju kaugema ulatusega kui harilikkude keemiliste reaktiivide oma. Näiteks lagunevad kiirelt maapinnas mikroobide toimel surnud taimede ja loomade jäänused, mis püsivalt kannatavad keemiliste reaktiivide toimet. Me teame, et mikroobide toimel lagunevad niisugused püsivad ained kui parafiin, petrooleum, tselluloos, vill jne.

Mikroobide mõjul võivad toimuda võrdlemisi kiirelt väga mitmekesised hapendumise, taandumise, hüdratatsiooni ja deshüdratatsiooni protsessid, polimerisatsioon, aatomite ümbergruppumine, süntees ja analüüs millede saavutamiseks keemik peab sagedasti tarvitama kõige, tugevama toimega keemilisi ja füüsikaalseid vahendeid. Näiteks võivad mõned vetikad lahutada savi-alluumosilikaate — tarvitades vabanenud ränihapet omia kihnude ehitamiseks. Wernadski näitas, et sama analüüsi saavutamiseks keemilaboratooriumis oleks tarvis 1000° C. kuumust või jälle kontsentreeritud väävelhappe toimet 100° C. juures. Bioloogilise meetodi tarvituselevõtmine keemias võiks kahtlemata kergendada mõnegi keemilise ülesande lahendamist.

Vaatamata arvurikaste uurimiste peale, mis rikastasid uueal ajal mikrobioloogiat väärtuslike andmetega, peame tunnistama, et mikroobide keemiline tegevus on meile tuttav üldjoontes ja et tuleviku suureks ülesandeks jääb veel palju tööd selle küsimuse selgitamiseks. Mikrobioloogia alal kogutud faktiline materjal on siiski juba küllalt suur seisukoha võtmiseks selle teaduseharu tähtsuse kohta loodusteaduses.

Kui me võrdleme mikroobide ja keemiliste reaktiivide tegevust, siis leiame nende vahel suurt sarnasust. Teisest küljest paistavad silma mikroobide tegevusesjärgmised pea-asjaolud, mida me ei näe keemiliste reaktiivide toimes: 1) mikroobide äärmiselt suur tundlikkus; 2) nende spetsiifilisus, kus mikroobid toimivad ainult teatud ainesse, teised aga täielikult puutumata jätavad; 3) mikroobide etapiline (astmeline) tegevus.

Kultuurides areneb mikroorganismide tegevus peaasjalikult kahes sihis: 1) sünteetiline toime (mikroobide plastiline tegevus) ja 2) analüütiline toime.

Mikroobide sünteetiline toime tohiks olla suure teoreetilise ja praktilise tähtsusega orgaanilises keemias, avitades selgitada valkainete sünteesi ja ehituse keerulist küsimust. Nime-tame siinkohal õhu lämmastiku fikseerumist liblikõielise taime juurte pundumustes (*bact. radicicola*) ja maapinnas viibivate mikroobide (*bac. Pasteurianus*, *azotobacter chroococcum*, *aspergillus glaucus* jne.) toimel ja valkaine sünteesi mineraalainest Winogradski poolt leiutatud nitrifitseerivate organismide poolt.

Teisest küljest ei tohiks vähem huvi pakkuda keemikule mikroobide analüütiline toime, mis kannab fermentatsiooni või käärimise nime ja mille tõttu võib väike hulk mikroobe ümber töötada lõpmata suure hulga orgaanilist ainet. Fermentatsiooni aegu võime märgata hiiglasdisproportsiooni aktiivse organismi ja transformeerunud aine kaalu vahel; säärast suurt disproportsiooni ei ole märgata keemiliste reaktsioonide puhul.

Mikroobide keemiline tegevus oleneb peaasjalikult nende rakkude poolt produtseeritud aineist, mis kannab fermenti või ensüümi nime. Üks ja sama mikroob võib valmistada mitmesugust ensüümi. Ühed ensüümid eralduvad rakust kergesti (ektoensüüm), teised on püsivalt seotud raku protoplasmaga (endoensüüm). Vaadates praegusel ajal tuntud mikroobide fermente näeme, et väga mitmekesised orgaanilised ja anorgaanilised ained võivad alluda mikroobide toimele. Tegevuse-ise-loomu mõttes võiks mikroobide ensüüme järgmiselt liigitada:

I. Proteolüütiline ferment — proteasa:

- 1) Tryptasa — sarnane trüpsiiniga.
- 2) Pepsinasa — sarnane pepsiiniga.

- 3) Gelatinasa — sulatab želatiini.
- 4) Caseasa — sulatab kaseiini.
- 5) Nucleasa — sulatab nukleiinhapet.
- 6) Hemolysin — sulatab erütrotsüüte.
- 7) Labferment — kalgendab piima.
- 8) Autolysin — sulatab mikroobe.

II. Lipolüütiline ferment — lipasa:

- 1) Steapsin — lõhustab rasva glütseriiniks ja rasvahapeteks.
- 2) Lecithinasa — lõhustab letsitiini.
- 3) Monobutyriinasa — lõhustab monobutüriini.
- 4) Esterasa — lõhustab alifaatseid ja aromaateid liiteetrid.

III. Süsivesikute käärivad ferendid:

- 1) Cellulasa — sulatab tselluloosi.
- 2) Amylase — lõhustab tärklise dekstriiniks ja maltoosiks.
- 3) Dekstrinasa — lõhustab dekstriini.
- 4) Invertasa — lõhustab roosuhkru viinamarja- ja puu-
vilja-suhkruks.
- 5) Lactasa — lõhustab piimasuhkru viinamarja-suhk-
ruks ja galaktoosiks.
- 6) Maltasa — lõhustab maltoosi.
- 7) Emulsin — lõhustab glükosiide.
- 8) Pektasa — sulatab pektiini.
- 9) Gelasa — sulatab agaar-agaari.
- 10) Inulasa — lõhustab inuliini.

IV. Oksüdeerivad ja redutseerivad ferendid:

- 1) *a*-oxydasa — toimetab happestamist.
 - a) Tyrosinasa — happestab türosiini.
 - b) Laccasa — happestab aromaateid ühendeid.
 - c) Salicylase — happestab salitsüüli.
- 2) *p*-oxydasa — happestab H₂O₂ kaasabil.
- 3) Reductasa — taandav ferment.

V. Dekompositsiooniferendid:

- 1) Ureasa — lõhustab kusiaine NH₃, CO₂ ja H₂O.
- 2) Katalasa — lahutab H₂O₂ veeks ja hapnikuks.
- 3) Carboxylase — lõhustab alifaateid ja aro-
maateid ketoonohappeid.
- 4) Zymasa — tekitab alkoholi käärimist.

Toonitades mikroorganismide kui reaktiivide tarvituselevõtmise vajadust keemias peab eeskätt tähelepanu juhtima nende tingimuste peale, mis on tarvilikud biokeemiliste reaktsioonide toimumiseks. Niisugusel korral tuleks keemikul tarvitada elusate rakkude — mikroobide — toimet; sellest on arusaadav, et ta peab looma alguses niisugused tingimused, mis on kõige soodsamad võetud mikroobide füsioloogilistele nõuetele. Nende tingimuste loomine vajab aga suurt tähelepanu ja erilisi teadmisi mikrobioloogiast. Need tingimused on hoopis teise iseloomuga kui puhtkeemiliste reaktsioonide puhul. Biokeemik peab olema mitte ainult haritud keemik, vaid ka asjatundja bioloog. Ta peab tundma mikroobide funktsionaalset seisukorda, vastasel korral võib väga muutliku bioloogilise reaktiivi tarvitamine kergesti eksiteele viia. Ei ole ekslik mitmelt poolt väljendatud arvamine, et iga ajakõrgusel seisev keemik peab olema varustatud vastavate teadmistega vähemalt üldise mikrobioloogia alalt. Sellega avaneks võimalus edasitöötamiseks biokeemia alal kõigile neile, kes seda soovivad.

Kui heidame pilgu mikroobide kui reaktiivide toimesse, siis paistab silma väga huvitav ökonoomiline tööjaotamise printsiip. Me teame, et ainult üksikud mikroorganismide liigid suudavad viia ühe või teise reaktsiooni kuni selle lõppastmeni. Harilikult näeme aga mikroorganismide etapilist tegevust, kus ühtede mikroobide toimel reaktsioon areneb teatava astmeni; siis astuvad tegevusse teised mikroobid jne., kuni viimased reaktsiooni lõpule viivad. Kui on tegemist analüütilise reaktsiooniga, siis tekivad igas etapis kord-korralt lihtsama ehitusega liit-ained, mis soodsamad on järgmise etapi mikroobidele. Niisuguste biokeemiliste reaktsioonide arenemise kestusel tekib rida mitmesuguseid vaheprodukte, millede uurimine on kerge keemiliste analüüside abil. Nii on tuttav, et b. mesentericus'e fermentid sulatavad tärklis, hallitusseente fermentide abil valmistatakse sellest suhkur ja lõpuks kutsutakse esile alkoholi käärimine pärmseentega.

Mitmekesiste mikroobide elutegevusel tekkiva ühe ja sama aine lagunemise käik võib toimida väga mitmes sihis, mis oleneb mikroobi bioloogilistest omadustest. Näiteks, glükoos võib laguneda CO_2 ja H_2O väga mitmekesiste

mikroobide elutegevuse toimel ja vaheastmena võivad tekkida selle juures väga mitmekesised ained: ühel juhtumusel alguses alkohol, sellest äädikahape ja lõpuks CO_2 ja H_2O , teisel juhtumusel limahape, kolmandal oblikahape, neljandal sidrunihape, viiendal piimahape, siis õlihape ja lõpuks CO_2 ja H_2O . Kui muuta kunstlikult fermentatsiooni tingimusi, võivad tekkida glükoosi lagunemisel peale ülaltähendatud ainete glütseriin, äädikahape-aldehüüd, atsetoon jne.

Ka mikroobide poolt esilekutsutud oksüdatsiooni-protsessid võivad toimuda etapiliselt. Näiteks, ammoniaak oksüdeerub nitroosobakterite toimel lämmastikushappeks ja viimane nitrobakterite toimel lämmastikhappeks.

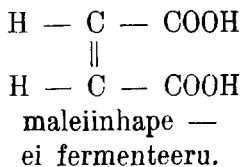
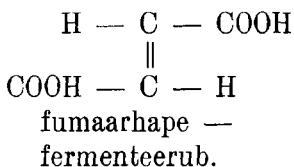
Berthelot isoleeris haige inimese väljaheidetest *bac. phenologenus'e*, kes transformeeris türosiini fenooliks ja ei avalda toimet sellesse viimasesse produkti. Wagner'il läks korda isoleerida mullast ja väljaheidetest baktereid, kes kutsuvad esile bentsoolide ja fenoolide lagunemisprotsessi.

Bakterite etapiline tegevus võimaldab mitmekesiste transformatsioonide kemismi uurimist. Samasugust astmelist transformatsiooni ei ole võimalik täpselt reguleerida keemiliste reaktsioonidega. Teisest küljest võimaldab mikroobide etapiline tegevus ühe või teise aine ehituse ligemat uurimist, millel ei tohiks puududa suur tähtsus valkainete ja teiste orgaaniliste liitainete uurimises.

Elusate reaktiivide—mikroobide—toimes esineb suur spetsiifilisus, mida ei ole märgata samas ulatuses universaalsete keemiliste reaktiivide toimes. Täheandan siinkohal mõõda minnes mitmekesiseid hapestumisprotsesse, kus üks teatud mikroob suudab hapestada ainult ühte ainet ja ei avalda sama toimet teise ainesse, vaatamata selle peale, et need ained teinekord keemiliselt väga sarnased on. Peter isoleeris mullast *bact. aliphaticum'i* ja teisi mikroobe, kes kutsuvad esile ainult alifaatsete süsivesinikkude fermentatsiooni ja jätavad puutumata aromaatsed süsivesinikud. See omadus on sedavõrt spetsiifiline, et nende mikroorganismide abil on võimalik kõrvaldada võetud segust lahtise ahelaga süsivesinikke, jättes puutumata tsüklilisi süsivesinikke. Sarnast spetsifiteeti võib jälgida paljude ensüümide juures. Näiteks võib roosuhkrut (*saccharosa*) vabastada glükoosi lisasegust sel teel, et nende ainete lahusele külvatakse juurde *myco-*

d e r m a 't, kes kasvades hapestab täielikult glükoosi ja ei hapestata roosuhkrut (Omeljanski).

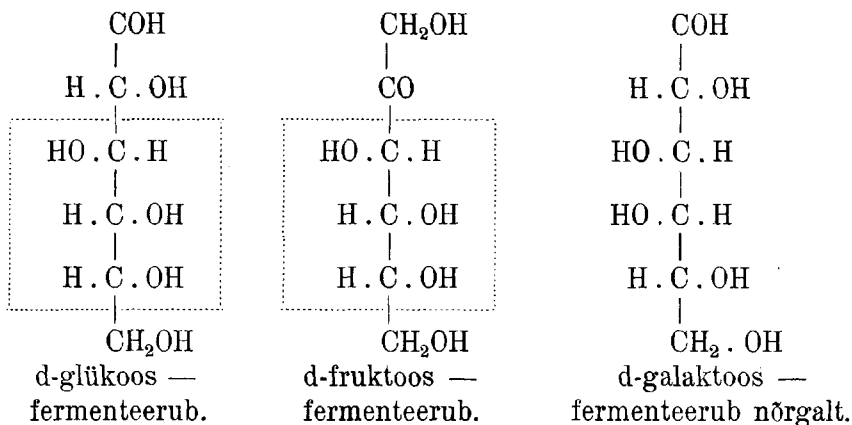
Mikroobide kui bioloogiliste reaktiivide spetsiifilisus võib ulatuda veel palju kaugemale. Nii võib tähele panna, et ühe ja sama koosseisuga kahest isomeerist fermenteerub mikroobide toimet ainult üks. Näiteks, fumaarhape fermenteerub võrdlemisi kiirelt mikroobide toimet, kuna selle isomeer — maleiinhape ei ole pea sugugi kõlvuline mikroobide toiduks (Omeljanski).



Imestamisväärne suur on mikroobide keemiline spetsiifilisus optiliselt toimivates ainetes, milles neile ei leidu konkurente. Tuletan meelde ülevõtähendatud penicillium glaucum'i toimet optiliselt indifferentesse viinahappesse. Le Bell konstateeris sama nähtust optiliselt toimivate piirituste, Schulzeutsiinide, Fischer suhkrute ja glükosiidide juures. Lühidalt võib tähendada, et ühele mikroobiliigile võib olla soodsaks toiduks mõne aine üks optiline isomeer, kuna teisele mikroobile on soodus teine optiline isomeer.

Silmatorikav on pärmseente spetsiifilisus suhkrute käärimise puhul. Nad kutsuvad esile alkoholi käärimist ainult nendes suhkrutes, mis sisaldavad 3ⁿ arvu süsiniku-aatomeid: trioose, heksoose, nonoose jne. Peab veel tähendama, et ka nende ainete hulgast valivad pärmid vastava stereokeemiliste omadustega ained. Nii alluvad tuntud praegusel ajal aldoosidest pärmide poolt esilekutsutud käärimisele ainult: d-glükoos (dekstroos), d-mannoos ning d-galaktoos ja ketoosidest ainult d-fruktoos (levuloos). Nii kui näha, on stereokeemilisel sugulusel suur tähendus aine fermenteerumiseks pärmide toimet.

Sama iseloomuga spetsiifilisust konstateerisid Fischer ja Abderhalden kõrgemate organismide juures, näidates, et pankrease mahlas on mitmekesine mõju sünteetiliselt saadud polüpeptiididesse: ta avaldab toimet ühte stereo-isomeeri ja jätab puutumata teise stereo-isomeeri



Teisest küljest peab tähelepanu juhtima selle peale, et mikroorganismid võivad teatavatel tingimustel avaldada oma biokeemilist toimet keemiliselt väga mitmekesisest ainetesse. Nii on tuntud, et pärmide poolt esilekutsutud alkoholikäärimisel tekivad kõrvaliste produktidena glütseriin ja merivaiguhape. Senikui viibib käärivas vedelikus suhkur, ei avalda pärmseened toimet nimetatud kõrvalistesse produktidesse. Niipea kui lõpeb suhkur, siis hakkab glütseriin lagunema pärmseente toimel. Samuti fermenteerub ka äädikahape mitmekesisest äädikahappe-mikroobide toimel, andes CO₂, kui käärivas vedelikus on otsa saanud vaba alkohol.

Pfeffer konstateeris, et penicillium glaucum toimib niikaua ainult parempoolsesse viinahappesse, kui seda leidub võetud lahuses; saab see otsa, siis fermenteerub samade seente toimel ka pahempoolne viinahape. Niihästi glütseriin kui ka pahempoolne viinahape ei ole küll kõige soodsamad toiduks nimetatud mikroorganismidele, kuid nad tarvitavad neid siiski sunnitud oludes näljasurmast pääsemiseks. Nad hakkavad kohe tarvitama soodsat toitu, kui seda juurde lisada käärivale vedelikule. Pahades toitlustingimustes võivad paljud mikroobidest tarvitada toiduks surrogaate („aliment de disette“, Duclaux).

Mikroobide pleokemismi võib ka siis tähele panna, kui nad viibivad täielikult füsioloogilistes elutingimustes. Näiteks, bact. aceti suudab hapestada etüülalkoholi äädikahappeks, propüülalkoholi propioonhappeks, d-glü-

koosi glükoonhappeks, manniiti d-fruktoosiks jne. Sama iseloomuga toimet võivad avaldada ka paljud teised äädikahappe bakterid.

Peab silmas pidama, et mikroorganismid võivad kiirelt muuta oma reaktiivse omaduse ümbruse mitmekesiste mõjude tagajärjel.

Huvitav on nähtus, et mikroorganismid ei ole ainult ühe teatud reaktiivi kandjaks, vaid nad esinevad otse spetsiifiliste reaktiivide laboratooriumidena, eraldades üht või teist nendest, vastavalt sellele miljöole, kus mikroobid sigivad. Näiteks, aspergillus glaucus ja penicillium glaucum produtseerivad mitmekesiseid ensüüme, vastavalt sellele, kas sööde sisaldab roosuhkrut, tärklisist või valkainet. Me teame, et aspergillus niger võib produtseerida kaheksateistkümmend liiki ensüüme: amülaasi, sümaasi, invertaasi, lipaasi, proteaasi, ureaasi jne.

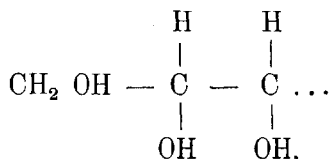
Mikroobide produtseeritud ensüümi iseloom on keemilise ärritaja iseloomust. Fischer seletab niisugust kemismi muutlikkust sellega, et mikroobirakk produtseerib ainult seda ensüümi, millel on stereokeemiline sugulus söötmes viibiva toitva ainega.

Uuemal ajal on juba korda läinud kunstlikult muuta mikroorganismide reaktiivseid omadusi ja juhtida biokeemilisi protsesse selles sihis, nagu see meile tarvilik on teatavate käärimisproduktide saamiseks. Hansen, Beijerinck ja Lindner leidsid, et kunstlikult loodud elutingimuste abil on võimalik saada püsivaid pärmide variatsioone — kultuurpärm. Tarvitades niisuguseid pärmisid käärimise otstarbeks võib saada produkti väärtust ette näha ja käärimisprotsessi juhtida ühes või teises sihis. Sama meetodit tarvitatakse laialt arstiteaduses, kus kunstlikult kahandatakse patogeensete mikroobide virulentsi ja tarvitatakse neid inimeste ja loomade immuniiseerimiseks.

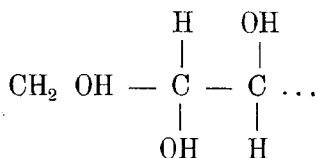
Mikroorganismide äärmiselt täpset ja spetsiifilist biokeemilist toimet võiksid kasutada keemikud paljude keerulisemate keemiliste küsimuste lahendamiseks ja uute orgaaniliste ühendite saamiseks. Toon selle väite tõenduseks mõned näited. G. Bertrand isoleeris käärivast pihlakamarja-mahlast bakteri (*bact. du sorbose*), kes happestab ainult teatud stereokeemilist mitmeatomiliste alkoholidel gruppi ja ei

avalda mingit toimet nende stereokeemilistesse isomeeridesse. Selle mikroobi matemaatilisel täpse spetsiifilise toimega ei suuda konkureerida ükski keemiline reaktiiv.

Bact. du sorbose oksüdeerib järgmise ehitusega mitmeaatomilist alkoholi:



ei oksüdeeris:



Selle mikroobi abil sai Bertrand glütseriinist dioksüatsetooni $\text{CH}_2(\text{OH}) - \text{CO} - \text{CH}_2(\text{OH})$ (suhkur). Nelja-aatomilisest alkoholist — erütriidist — sai Bertrand varemalt tundmata suhkru erütroloosi $\text{CH}_2(\text{OH}) - \text{CO} - \text{CH}(\text{OH}) - \text{CH}_2(\text{OH})$.

Me näeme, et bact. du sorbose'i abil võib kergesti saada hulga uusi aineid ja uurida paljude alkoholide ja suhkrute ehitust. Teda võiks kahtlemata tarvitada kui väärtuslikku reaktiivi keemialaboratooriumis. Sama huvitavat ja väärtuslikku reaktiivi kujutavad mõned äädikahappe bakterid, näiteks *acetobacter melanogenum* (Beijerinck).

Felix Ehrlich'i uurimised on näidanud, et üllatavalt täpne on pärmseente toime amiinohapetesse. Võtame 5—10% roosuhkru-lahuse, lisame juurde 0,15—0,5% mõnd amiinohapet ja külvame juurde hulga pärmseeni. Pärmseente toimel eraldub amiinohappest CO_2 ja tekib desamidatsioon, s. o. amiinigrupi asemele asub hüdroksüüligrupp, mille tõttu saame alkoholi. Viimasel on C aatomite arv ühe aatomi võrra vähem. Sel teel on võimalik saada: l-leutsiinist isoamüül-alkoholi, d-isoleutsiinist d-amüülalkoholi, trüptofaanist trüptofooli, türosiinist p-oksüfeniiletüül-alkoholi, fenüül-alaniinist fenüületüül-alkoholi (roosilõhnaga). Võib-olla tekivad samal teel viinade valmistamisel liit-eetrid, mis annavad veinidele ja alkoholjookidele (konjak, rumm, arrak) nende iseloomulise bukети. Valkainetest, mis viibivad käärivas vedeli-

kus, peaaasjalikult viinamarja-mahlas, tekivad amiinhapped, nendest mitmekesised alkoholid ja viimastest vastavad liit-eetrite tüübilised aromaatilised ained (Omeljanski). Peale pärmseente produtseerivad hea lõhnaga liit-eetreid väga mitmekesised bakterid ja hallitusseened. Seger arvab koguni, et niisuguste mikroorganismide juurdelisamisega oleks võimalik toiduaineid lõhnavaks muuta.

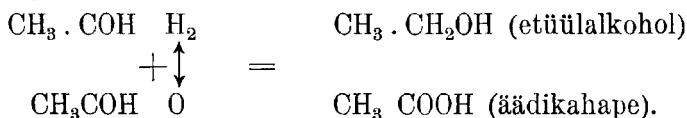
Me kuulsime ülevalpool, et on võimalik kunstlikult muuta ja teataval viisil juhtida mikroorganismide keemilist toimet. Nii kui teada, tekivad pärmseente poolt esilekutsutud suhkrukäärimise puhul mitmekesised kõrvalised produktid: glütseriin (1—3,5%), äädika-aldehüüd jne. Kostitšev ja Neuberg arvasid, et äädika-aldehüüd on alkoholikäärimise vaheprodukt. Lisame juurde käärivale vedelikule 2—3% väävlisshappe-soolasid (Na_2SO_3 , NaHSO_3 , CaSO_3 jne.), mis annavad äädika-aldehüüdiga bisulfiitse ühendi ja takistavad viimase reduktsiooni pärmi toimet etüülalkoholiks. Säärane käärimis-vaheproduktide kinnipüüdmise meetod on alles uus ja pakub erilist huvi (Neuberg). Niisugusel korral ilmuvad kääriivas vedelikus äädika-aldehüüd ja glütseriin, millede hulk oleneb juurdelisatud soolade hulgast.

$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 = \text{C}_2\text{H}_4\text{O} + \text{C}_3\text{H}_8\text{O}_3 + \text{CO}_2$. Kiirelt saame säärane käärimise, kui võtame 20 sm^3 10% roosuhkru- või kobarsuhkru-lahust, lisame juurde 2 g CaSO_3 (võib võtta ka $\text{Na}_2\text{SO}_3 + \text{CaCl}_2$) ja 2 g pressitud pärmi. Juba $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ tunni järel tekib 30—35° C. soojuses äädika-aldehüüd.

Niisugust fermentatsioonitüüpi tarvitati Saksamaal ilma sõja ajal glütseriini valmistamiseks. 100 osa suhkrut annab 20—25 osa glütseriini.

Lisame aga käärivale vedelikule juurde süsi-, boor- või fosforhapusid soolasid, siis tekib äädika-aldehüüdi asemel äädikahape ja etüülalkohol:

$2 \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + \text{H}_2\text{O} = \text{C}_2\text{H}_6\text{O} + \text{C}_2\text{H}_4\text{O}_2 + 2 \text{C}_3\text{H}_8\text{O}_3 + 2 \text{CO}_2$.
Selle juures muutuvad 2 osa äädika-aldehüüdi äädikahappeks ja etüülalkoholiks:



Niisugust meetodit nimetasid Neuberg ja Hirsch dismutatsioonimeetodiks.

Kahtlemata on võimalik ka teiste mikroorganismide keemilist tegevust juhtida ühes või teises sihis, nii kui seda on korda läinud näidata pärmseente tegevuses.

Moliard (1922) näitas, et laialt tuntud hallitusseen *sterigmatocystis nigra* võib esile kutsuda glükoosi väga mitmekesisist oksüdeerumist, olenedes kääriivas lahuses viibivast mineraalsoolade hulgast (mineraalne nälgimine):

1) Kui kääriivas lahuses viibib ainult $\frac{1}{25}$ hulk nendest sooladest, mis on tarvilikud nimetatud seenele normaalseks kasvuks, siis tekib glükoosi hapestumise esimene produkt — d-glükoohape.

2) Lämmastikunälguse korral tekib sidrunihape.

3) Fosforinälguse korral — sidruni- ja oblikahappe segu.

4) K-nälguse korral — oblikahape.

5) Viibib käärimislahuses normaalne hulk soolasid, siis oksüdeerub glükoos CO_2 ja H_2O .

Niisugust mitmekesisust glükoosi oksüdeerimises ei ole korda läinud saavutada keemiliste reaktiividega.

Juba varemalt sai Ameerika bioloog Cury (1917) suhkrust sidrunihapet aspergillus niger'i abil, kasvata-des seda seent suhkrukülluse ja lämmastikunälguse tingimustes. Seesugust meetodit tarvitatakse juba tehniliselt sidrunihappe valmistamiseks.

Mikroobidel kui reaktiividel on äärmiselt suur tundlikkus. Juba Naegeli pani tähele, et vees, kus viibib kuld-
raha, ei kasva rohelised vetikad. Mingi keemilise reaktiivi abil ei läinud korda leida niisuguses vees lahustunud metalli minimaalsel hulgal. Samasugust oligodünaamilist nähtust jälgisid Behring ja Beier mikroobide juures. Külvame näiteks kõvale söötmepinnale mikroobe ja katame ühe osa külvatud pinnast metallitükiga, siis näeme, et 24-tunnilise kasvu järel on söötmepind kaetud mikroobide pesadega, välja arvatud kitsas riba metalli ümber.

Aspergillus niger'i eosed ei idane söötmes, mis sisaldab 1:100 000 000 argent. nitric. Nad ei idane söötmes, mis viibib hõbedast riistas, vaatamata selle peale, et söötmes ei ole võimalik leida kõige tundlikumagi reaktiivi abil hõbedasoola. Viibib söötmes 1:10 000 000 000 argent. nitric., siis jääb

mütseeli arenemine 10 päeva hiljemaks kui kontrollsöötmes. Argent. nitric. kontsentratsioon 1—10⁶ on märgata kasvu, mis on poole nõrgem kui kontrollis. Duclaux jõudis otsusele, et kõige tundlikumaks hõbedareaktiiviks on aspergillus niger, aga mitte keedusool.

Mikroobid on ülitundlikud ka neile kasulikkudele ainetele. Näiteks, aspergillus niger kasvab 10 korda nõrgemini niisuguses söötmes, kus puudub täielikult tsink, kui selles söötmes, kus viibib 1:50 000 tsinki. Tsink ei ole tarvilik element asperg. niger'ile sünteesiks, kuid selle kasvu kiirendavat toimet tuleb seletada keemilise ärritusega.

Bertrand leidis, et ühe kümnemiljardilise osa mangaani viibimine söötmes kiirendab märksa aspergillus niger'i kasvu. Tuletan meelde Pfeffer'i tuntud katset, kus 1/200-miljonendiku milligrammi peptooni viibimine lahuses kutsus esile positiivse kemotaksise mädaniku mikroobide juures.

Mikroobide kui reaktiivide ülitundlikkust tarvitatakse juba heade tagajärgedega analüütiliseks otstarbeks. Tuletan meelde Gosio bioloogilist meetodit arseeni minimaalse hulga konstateerimiseks mitmesugustes ainetes. Penicillium brevicaula annab kasvades kartuli- või leivasisu peal, mis sisaldavad arseeni, 12—24 tunni järel iseloomulise küüslaugu-lõhna, mis on olemas arseenist tekkinud dietüülarisiinist AsH(C₂H₅)₂. Gosio bioloogilist meetodit peetakse paremaks kui Marchand'i oma: selleks ei ole tarvilik alguses purustada uuritavat orgaanilist ainet, uurimist võib kiiremalt toimetada ja ta on tundlikum Marchand'i omast. Näiteks, 5 sm³ suuruses nahatükis ei olnud võimalik leida arseeni Marchand'i meetodiga, kuna Gosio meetodi abil leiti arseeni 50 korda väiksemas sama naha tükis. Gosio meetodi tundlikkus ulatub kuni 0,000 001 g As.

Beijerinck soovitas tarvitada hiilgavaid baktereid (fotobakterid) kui kõige tundlikumat reaktiivi vaba hapniku kindlaksmääramiseks. Nende bakterite hiilgamine on oksüdatsiooniprotsess ja selleks on tarvilik minimaalne hulk vaba hapnikku. Kui hiilgavate bakterite puljongkultuurile juurde lisada väike hulk rohelisti vetikaid ja hoida segu mõni aeg absoluutselt pimedas ruumis, siis kustub bakterite hiilgamine, sest vetikad tarvitavad hingamiseks kõik söötmes viibiva vaba hapniku. Süütame mõneks sekundiks tuletiku

põlema ja valgustame kultuuri, siis laguneb CO_2 vetikate toimetel, vabaneb minimaalne hulk vaba hapnikku, mida jätkub selleks, et bakterid uuesti hiilgama hakkavad. Selle bioloogilise reaktsiooni tundlikkus hapniku suhtes on suurem, kui praegusel ajal tuntud kõige tundlikumate keemiliste reaktiivide oma.

Piirdun nende üldjoontes ettetoodud näidetega ja tähendan, et sarnaseid leidub veel palju erilises kirjanduses. Ei tohiks ekslik olla arvamine, et bakterites võiks keemik leida huvitava ja määratu hulga täpseid reaktiive.

Bioloogilise meetodi tarvituselevõtmist võib soojalt soovitada kõigile nendele keemikutele, kes püüavad ära kasutada kõiki võimalusi uute teede leidmiseks peaaesjalikult orgaanilises keemias.

Juhin tähelepanu selle peale, et biokeemilised reaktsioonid ei kujuta endast midagi täielikult iseäralist, mida võimata saavutada keemiliste reaktiividega. Bakterite poolt esilekutsutud oksüdatsioon, reduktsioon ja hüdratatsioon on üldiselt sama, mida põhjustavad keemilised reaktiivid. Koguni niisugust biokeemilist protsessi, kui glükoosi fermentatsiooni alkoholiks ja CO_2 , on võimalik saavutada keemiliste reaktiividega. Duclaux võttis glükoosilahuse, lisas sellele juurde baariumhüdroksüüdi või lupja ja leidis, et niisugusel korral tekib valguse toimetel piimahape, mis on mikroobide elutegevuse harilik produkt. Lehelise reaktsiooniga glükoosilahuses võib tekkida valguse mõjul alkohol ja CO_2 . Keemiliste reaktiivide abil on võimalik saavutada paljusid nendest reaktsioonidest, mis on tuntud mikroorganismide elutegevusest, kuid peab tähendama, et kõiki mikroobide poolt esilekutsutud reaktsioone ei ole võimalik saavutada keemiliste reaktsioonidega või nad on võimalikud ainult suurte raskustega.

Keemia ja mikrobioloogia käsikäes-töötamine ootab täie õigusega kiiret teostamist. See oleks suureks kasuks mõlemaile pooltele: keemia saaks hulga uusi ja huvitavaid reaktiive, kuna mikrobioloogia võiks kasutada keemikute teadmisi nende spetsiaalsete küsimuste lahendamiseks, kus on tarvilik eriteadus keemia alalt. Nõndanimetatud bakteriaalne keemia tohiks areneda ligemas tulevikus iseseisvaks keemia haruks, nii kui on seda juba paljud teised.

Juhin mööda minnes tähelepanu selle peale, kui suur tähtsus on mikroobide tarvituselevõtmisel praktilises elus

(tehnoloogias, põllumajanduses jne.), ja võib oletada, et nende tähtsus tulevikus kiirelt kasvab. Me teame, et bioloogilise meetodiga valmistati mitmesuguseid produkte juba kaugetel möödunud aegadel. Piima hapendamine, haputaina valmistamine, marjaviina valmistamine jne. olid inimkonnale tuntud juba siis, kui ei tuntud veel mikroobe. Samuti vana on ka äädika valmistamine viinast käärimise abil. Uuemal ajal tarvitatakse juba mõne bioloogi poolt mikroobide elutegevust laiemas ulatuses mitmesuguste keemiliste produktide valmistamiseks, mis on väärtuslikud mitte ainult praktiliselt, vaid ka puht-teoreetiliselt seisukohalt.

Mikrobioloogia ülesanded ei ole kaugeltki ainult teoreetilise, vaid nad on ka praktilise tähtsusega. Arstiteaduses on mikroobide uurimine sedavõrt suure tähtsuse omandanud, et praegusel ajal on koguni praktilisel arstil võimata seista aja kõrgusel ilma vastavate teadmisteta mikrobioloogiast. Tehnoloog ja põllumajandusteadlane kasutavad praktiliseks otstarbeks mikroobide mitmekesist toimet. Geoloogile võib mikrobioloogia uurimine abiks olla maakera mineviku ja geoloogiliste protsesside uurimiseks. Mikrobioloogia on kasuks mitte ainult eriteadlastele, vaid igale haritud inimesele, kes huvi tunneb looduses toimuvate bioloogiliste protsesside vastu.

Mikroobide tähtsus looduses on määratu suur ja paljude bioloogiliste protsesside seletamine on võimalik ainult nende olevuste toimega. Mikroobid on tasuta teenijad sanitaarid, kes väsimata puhastavad maapinda loomade ja taimede surnud jäänustest. Nende toimel laguneb surnud orgaaniline aine lihtsateks lõpp-produktideks (mineralisatsioon), mis uuesti osa võivad võtta uue aine sünteesist. Mikroobid on vahelülis orgaanilise ja anorgaanilise aine ringimises, elusa ja surnud looduse vahel. Nad võivad ise surma põhjustada ja viivad lõpule surma töö, vabastades kohta uuele elule. Päikese valgus ja mikroobide tegevus on kahtlemata kaks esimese järgu tähtsusega faktorit elu ja aine ringimises ja elu alalhoidmises. Teisest küljest on mikroobid kõige vihasemad elu vaenlased ja selle hävitajad. Nad kutsuvad esile väga mitmekesiseid haigusprotsesse ja nendele järgnevat surma. Cohn võrdleb mikroobe lumetähtedega, kus iga üksik nendest

on jõuetu, kuid nende suur kogu veereb laviini näol kiirelt kõrge mäe külge pidi alla orgu, purustades kõik, mis satub teele, kandes enesega kaasas surma ja hävitust. Baumgärtel tähendab, et mikroorganismide uurimine on otse paradiisiks bioloogile, sest *natura magna est in magno, maxima in minimis*.

Résumé:

Le rôle des ferments microbiens dans la chimie.

Les ferments sécrétés par les microbes sont capables de décomposer sous un poids extrêmement réduit des quantités infiniment grandes de matières organiques. Ces ferments décomposent un grand nombre de grosses molécules qui ne sont pas attaquées par les réactifs chimiques les plus puissants. D'autre part, les ferments microbiens sont des réactifs infiniment plus sensibles que les réactifs chimiques. Une chose connue, les microorganismes jouent un rôle primordial dans la nature, en décomposant les produits organiques accumulés à la surface du sol. L'application des ferments microbiens pourrait être d'une grande importance dans la chimie. Comme les réactifs biologiques, les ferments spécifiques et puissants pourraient être utiles pour les études des différents processus analytiques et synthétiques.

AHMESE GEOMETRILISED JOONISED

J. SARV

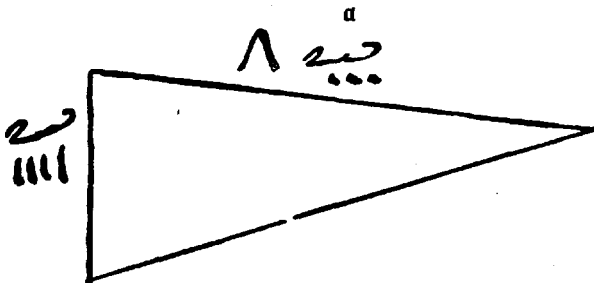
MIT EINEM REFERAT:

DIE GEOMETRISCHEN FIGUREN DES AHMES

TARTU 1926

Rhind'i papüüruse¹⁾ geomeetrilises osas esinevad joonised, mida siiaamaani on üldiselt²⁾ nähtavasti valesti tõlgitsetud. Nende jooniste valesti tõlgitsemisest on järgnenud arvamine, et selles papüüruses esinevad geomeetrilised valemid puudulikud on ja et sellega ka tolelaegsed geomeetria teadmised Egiptuses puudulikud on olnud. (Et selle papüüruse kirjutaja ennast Ahmeseks nimetab, sellepärast nimetame neid jooniseid ja ka seda papüürust lühidalt Ahmese omadeks.) Järgnevad read tahavad veel kord esile tuua Ahmese jooniste tõlgitsemist M. Simon'i poolt³⁾ ja seda nähtavasti õiget tõlgitsemist toetada.

Ahmese kirjutises esinevad järgmised geomeetrilised joonised:

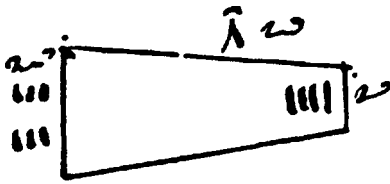


Joonis 1.

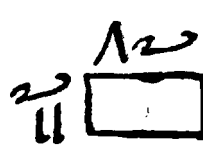
1) A. Eisenlohr, Ein mathematisches Handbuch der alten Ägypter I—II, Leipzig 1877.

2) M. Cantor, Vorlesungen über Geschichte der Mathematik I, p. 92; D. E. Smith, The Teaching of Elementary Mathematics (1921), p. 226; Gino Loria, Pagine di storia della scienza, p. 4; F. Cajori, A History of Elementary Mathematics (1921), p. 44; J. Tropicke, Geschichte der Elementarmathematik IV (1923), p. 4...

3) M. Simon, Über die Mathematik der Ägypter im Anschluss an E. Revillout.



Joonis 2.

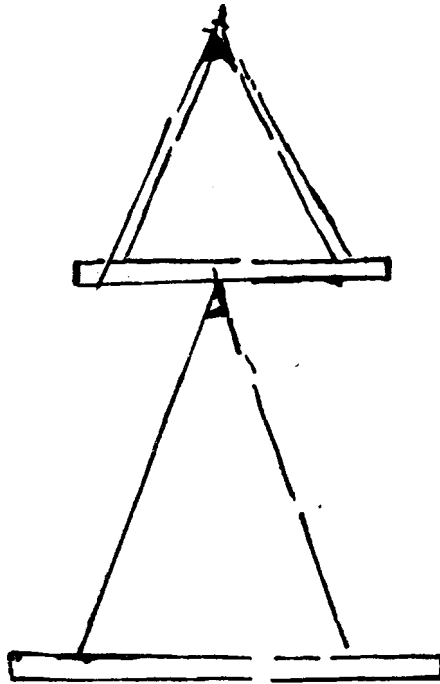


Joonis 3.



Joonis 4.

Joonis 5.



Joonis 6.

Peale nende on veel üks joonis kolmnurga pindala jagamise kohta ja kolm joonist püramiidide kohta. Need on siin esitamata jäetud sellepärast, et kolmnurga pindala jagamise kohta ei ole tekst selge ja siin esitamata jäetud püramiidide joonised ei erine oma kaju poolest joonisest 6 ja oma täpsuse poolest joonisest 5.

Joonise 1 kohta loeme Ahmese tekstis: „Kui sulle on antud kolmnurk, mille külg on 10 mõõtu, suu 4 mõõtu, mis on tema pindala? Võta pool neljast,

s. o. 2, et saaks tema nelinurk. Korruta: 10 kord 2. Tema pindala on see⁴⁾ Siin antud valem ühes oma põhjendusega (... et saaks tema nelinurk...) on täiesti õige, kui seda kolmnurka loeme täisnurkseks (nagu ka nimetatud nelinurka) ja tema täisnurgaks nimelt seda nurka, mille külgede juurde on Ahmes kirjutanud nende pikkuse arvud ja mida ta nimetab: külge (merit) ja suu. See (ülemine) nurk ei ole joonisel mitte õige täisnurk — 90° , vaid ainult 85° . Sellest on Eisenlohr, Cantor ja teised hakanudki lugema seda kolmnurka mitte täisnurkseks.

Tundub küll juba natuke iseäralik see otsustamine joonise järgi, kui joonis silmanähtavalt ei olegi püütud teha täpsa konstruktsioonina ja selle juures on nurk saanud 6% vale. Kuid veel iseäralikum on see, et Eisenlohr, Cantor ja teised on hakanud seda kolmnurka lugema sarikkolmnurgaks (millel oleksid kaks külge ühepikkused ja siis nende vastuseisvad nurgad ka ühesuurused). Sest selle kolmnurga teine (alumine) nurk ei ole mitte 85° , vaid ainult 75° ja sellega 12% teisest vähem. On täiesti arusaamata, kuidas võis Eisenlohr ütelda:⁵⁾ „Käsitatav kolmnurk on, nagu juba tema joonis näitab,⁶⁾ vaevalt täisnurkne, vaid sarikkolmnurk“, ja kuidas võis Cantor ütelda Simoni kirjutise kohta:⁷⁾ „Omal ajal on Ahmese arvutamist kaitseda katsutud selle oletusega, et joonised on püstivalesti (grundfalsch) tehtud ja et kolmnurgad tuleb mitte sarikkolmnurkadeks, vaid täisnurkseteks lugeda.“ Need ütlused on täiesti arusaamata sellepärast, et nende järgi on joonis „püstivale“ siis, kui temas esineb 6% -line viga, ja õige siis, kui temas esinev viga on juba 12% .

Joonise 2 kohta loeme Ahmese tekstis: „Kui sulle on antud põllulõik, mis on 20 mõõtu küljest, 6 mõõtu suust, 4 mõõtu lõigust, mis on tema pindala? Liida tema suu lõiguga, saab 10. Võta pool kümnest, s. o. 5, et saaks tema nelinurk. Korruta: 20 kord viis⁸⁾. Siin antud valem ühes tema põhjendusega on täiesti õige, kui seda põllulõiku loeme täisnurkseks trapetsiks ja tema täisnurkadeks nimelt neid nurki, mille külgede juurde on Ahmes kirjuta-

4) Eisenlohr, l. c. I p. 125.

5) L. c. p. 126.

6) Harvendus minu poolt.

7) Cantor, l. c. p. 94.

8) Eisenlohr, l. c. p. 127.

nud nende pikkuse arvud ja mida ta nimetab: kül, suu ja lõik. Suu ja lõik on joonisel nähtavasti paralleelsed. Sellepärast peavad kõik seda Ahmese põllulõiku trapetsikujuliseks. Aga õiget täisnurka ei ole Ahmese joonisel küll, vaid jällegi 85°-line nurk. Eisenlohr ja Cantor peavad ka seda trapetsit sariktrapetsiks (millel oleksid nurgad paarikaupa ühesuurused), ehk küll Ahmese joonisel ühesuursi nurki ei ole. Ilma et siin, nagu kolmnurga korral, joonisele toetuda, ütleb Eisenlohr, et niisugune egiptlaste harilikul põldude tükeldamisel sagedasti on tekkinud⁹⁾. Selle väite aga jätab ta täiesti põhjendamata. Niisama ei katsu Cantor oma arvamist, et joonis 2 nimelt sariktrapetsit kujutab, selle joonisega ise põhjendada, vaid sellega, et kui juba kord on Ahmes kolmnurkadest käsitanud ainult sarikkolmnurka, siis on ju sarikkolmnurga lõik (joonega, mis on paralleelne selle kolmnurga alusega) nimelt sariktrapets¹⁰⁾.

Et joonis 1, mille nurgad on 85° ja 75°, kujutab kaks korda enam täisnurkset kui sarikkolmnurka, siis on sellega Cantori arvamisel joonise 2 kohta alus võetud. Tõsisem on Eisenlohri väide, et Egiptuse väljade tükeldamise praktikas on sagedasti nimelt sariktrapets tekkinud. Et Eisenlohr oma väite põhjenduseks ei ole midagi nimetanud, sellepärast peame vaatama neid teateid, mis meil üldse Egiptuse põldude tükeldamise kohta on.

Üldiselt tuttavaid teateid Egiptuse põldude tükeldamise kohta on kaks: Herodotos'e jutustus Egiptuse agraaroludest Sesostrise valitsuse ajal ja Edfu templi seinakiri templile kingitud maadest.

Herodotose järgi¹¹⁾ on Sesostriis annud igale egiptlasele kasutamiseks neljanurgelise maatüki, mille eest on määratud aastamaksu. Kui kellegi osast on jõgi midagi ära uhtnud ja see on sellest kuningale teatanud, siis on kuningas oma ülevaatajad saatnud, kes on pidanud ära mõõtma, kui palju on maatükk vähemaks jäänud, et maksu saaks järelejäänud osa pealt võrdeliselt võtta.

Ei ole mingit põhjust arvata Herodotose neljanurgelisi maatükkisid mitte täisnurkseteks. Kui täisnurksest maatükist jõgi osa ära uhtis, siis võis ärauhetud osa kõige sagedamini

9) L. c. p. 128.

10) Cantor, l. c. p. 96.

11) Herodotos, II, 109.

saada kas täisnurkse kolmnurga või täisnurkse trapetsi kujuline, kuna sarikkolmnurga või sariktrapetsi saamise võimalus pea sugugi ei esine.

Me oletasime siin, et Herodotose neljanurgeline tähendab nimelt täisnurkselt neljanurgeline. Niisama oletasime eespool, et Ahmes nelinurka nimetades mõtleb nimelt täisnurkselt nelinurka. Seda oletades oleme lähtunud arvamistest, et siis, kui mõne kuju nimi seda kuju täiesti ei määra, tuleb selle ninie juures mõelda kõige pealt seda kuju, mis kõige lihtsamana silma paistab. On ju tuttav, et Kreeka geometrias tähendab nelinurk nimelt ruutu. Kui Ahmes nimetab nelinurka, siis ei tarvitse siin otse ruutu mõelda sellepärast, et nelinurga pindala arvutamise näiteks võtab ta nelinurga, mille üks külg on 10 mõõtu, teine ainult 2. Selle nelinurga joonise kohta (joonis 3, lhk. 4) on aga kõik selle poolest ühel meelel, et teda tuleb täisnurkseks lugeda.

Edfu templi seinakirja uurides on Lepsius leidnud¹²⁾ 53 maatükist täisnurkseid trapetseid 26, aga sariktrapetseid mitte ühtegi. Sellega ei saa nende teadete järgi Eisenlohri väidet kuidagi põhjendatuks lugeda.

Nii peaks küll juba siit selge olema, et mingit põhjust ei ole Ahmese kolmnurga- ja trapetsijooniseid lugeda sarikkolmnurga ja sariktrapetsi omadeks. Kuid nende jaoks, kellele Eisenlohr-Cantori fiktsioonid on omaseks saanud, võib veel kolm uut põhjendust tuua. Kellele aga need fiktsioonid on usuks saanud, neid ei puuduta muidugi mingisugused põhjendused.

Ahmese joonised kolmnurga ja trapetsi jaoks peavad olema täisnurkse kolmnurga ja täisnurkse trapetsi omad sellepärast, et see geometriline osa Ahmese papüürusest kannab süsteemi ilmet (nelinurga pindala arvutamise näide on kõige ees, siis järgneb kolmnurk, siis trapets ja siis viimaks kolmnurga jaotamine vähemaks kolmnurgaks ja trapetsiteks), ja süstemaatiliselt peab täisnurkse nelinurga pindala arvutamisele järgnema nimelt täisnurkse kolmnurga ja täisnurkse trapetsi pindala arvutamine sellepärast, et kumbagi sellest kahest kujust saab ühe ainsa õikega teha temaga ühevõrdseks täisnurkseks nelinurgaks (tema nelinurgaks, Ahmese järgi).

12) Lepsius, *Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1855, p. 69. (Tafel 6.)

Ahmese kolmnurga- ja trapetsijoonised peavad olema täisnurkse kolmnurga ja täisnurkse trapetsi omad veel sellepärast, et järgnedes papüüruse peal nelinurga joonisele on nad nimelt niisuguses seisus, nagu see eelseisva nelinurga osa, mis järele jääks, kui sellest nelinurgast oleks ära lõigatud tema alumine parempoolne nurk suuremas või vähemas ulatuses. See Ahmese jooniste seis (nagu ta ka siin lhk. 3—4 on alal hoitud) paneb Cantori väga imestama¹³⁾. Päris uskumata on see püsivus, millega Cantor kinni peab omast sarikkolmnurga fiktsioonist. Ta ütleb¹⁴⁾: „Kuna meil viisiks on jooniseid vaatlejale esitada nii sümmeetriliselt kui võimalik, sellega sarikkolmnurgal joonistada teistest erinev külj aluseks alla, mõlemad ühepikkused küljed ülespoole sihitult, on Ahmes joonistanud nelja mõõdu pikkuse külje püsti ja tema otsadest lasknud mõlemad ühepikkused küljed kümne mõõdu pikkuses (Egiptuse) kirjamärkide sihile vastu, nii siis tipuga paremale poole, kokku minna.“ Ometi leidub Ahmese papüüruse Eisenlohri väljaandes juba järgmise lehe peal täiesti meie viisil joonistatud tervelt viis sarikkolmnurka, millest kaks on esitatud meie joonistel 5 ja 6. Need viis Ahmese joonist on tehtud küll püramiidi arvutamise illustratsiooniks, aga nimelt ja vahest ka ainult püramiidide arvutamisel tuli egiptlastel tegemist sarikkolmnurgaga. Imelikult ei ole Cantoril ka seda küsimust tekkinud, miks kirjutab Ahmes Cantori arvatavatest ühepikkustest kolmnurga või trapetsi külgedest nimelt ülemise (joonisel selgesti nähtava lühema) külje juurde pikkuse arvu. (Joonistel 1—4 on näha arvud hieraatiliste märkidega kujutatud. Need arvud on: joonisel 1 üleval 10, pahemal pool 4; joonisel 2 üleval 20, pahemal pool 6, paremal pool 4; joonisel 3 üleval 10, pahemal pool 2.)

Ahmese kolmnurga- ja trapetsijoonised peavad olema täisnurkse kolmnurga ja täisnurkse trapetsi omad viimaks sellepärast, et Ahmese papüüruse lühikesest geomeetrisest osast paistab silma tema autori väga peen geomeetriatunne (mida võib juba võrrelda Euklidese omaga), nii et ei või seda mõtetki tekkida, et see autor andis täisnurkse kolmnurga ja täisnurkse trapetsi pindala valemid teiste kujude pindala jaoks, kus need valemid oleksid põhjendamatud ja isegi kõlbmatud. Cantor kat-

13) Cantor, l. c. p. 93.

14) L. c.

sub seda vastuväidet tagasi tõrjuda selle märkusega,¹⁵⁾ et Ahmese näites tarvitatud arvude korral, s. o. kui arvud 4 ja 10 oleksid sarikkolmnurga aluse ja külje pikkuse arvud, ei erineks selle kolmnurga pindala arv palju arvust 20. Aga selle juures on jäetud tähele panemata see, et need arvud on täiesti juhuslikud ja et teiste arvude korral võiks sarikkolmnurga pindala olla juba mitu korda vähem kui tema aluse poole korrutis küljega.

Et Ahmese papüüruse geometrilise osa autoril on olnud peen geometriatunne, see väide nõuab põhjendust. Esimeseks põhjenduseks on juba ennenimetatud süsteem: täisnurksest nelinurgast kolmnurga kaudu trapetsini ja sealt edasi kolmnurga jaotamiseni. Teiseks põhjenduseks on ülesannete ja nende lahenduste väljatöötatud sõnastus: nelinurga, kolmnurga ja trapetsi korral on see sõnastus täiesti sama kindla laadiga ja kahel viimasel korral on tehe põhjendatud ühel ja selsamal viisil (... et saaks tema nelinurk...). Kolmandaks Ahmese papüüruse geometrilise osa autori peene geometriatunde avalduseks tuleb lugeda seda, et ta oma valemid kolmnurga ja trapetsi pindala jaoks mitte ei anna ilma tõenduseta. Tema tõendus (... et saaks tema nelinurk...) on küll lühike, aga omalt kohalt päris täielik. Viimaseks ja mitte kõige vähemaks selle autori peene geometriatunde avalduseks on tema ringi-pindala arvutamine. See ringi pindala arvutamine ei ole küll selles geometrilises osas tõendatud, aga „vilja-aitade arvutamise“ osas, mis seisab geometrilise osa ees, on tõendav joonis. See ringi pindala arvutus on kõigi selle papüüruse uurijate poolt tunnistatud silmapaistvaks oma täpsuse poolest. Ahmes ütleb: „Ümmargune väli 9 mõõtu, mis on tema pindala? Lahuta tema üheksandik, s. o. 1, jääk 8 korruta, s. o. 8 kord 8. See annab nüüd nimelt 64.“¹⁶⁾ Sellega oleks ringi ümbermõõdu jagatis tema läbimõõduga

$$\pi = 4 \cdot \frac{64}{81} = 3,16.$$

Ahmese joonisest selle kohta (joonis 4, lhk. 4) paistab veel silma, et autor teab teed selle arvu saamiseks ja teab ka, et see arv on õigest arvust suurem.

Nimelt esineb sellel joonisel ruut ja ruudu sees korrapärane

15) L. c. p. 94.

16) Eisenlohr, l. c. p. 123—124.

kaheksanurk, millel on apoteemid samased ruudu omadega. Sellest on näha, et autor on mõelnud arvutatava ringi ümberkujutatud ruutu, kaheksanurka jne. Et need kaks hulknurka on mõeldud nimelt lõpmata hulknurkade rea algusena, seda võib järeldada sellest, et Euklides esitab ka niisugusest lõpmata kujude reast ikka ainult kaks esimest kuju. Nii ringi pindala arvule liginedes tema ümberkujutatud hulknurkade pindalade kaudu, saadakse ringi pindala jaoks ligikaudsed väärtused muidugi ikka õigest väärtusest suuremad.

Kõigi nende asjaolude peale vaatamata kordavad D. E. Smith, Gino Loria, F. Cajori, J. Tropfke²⁾ ja pea kõik teised matemaatika-ajaloo alal kirjutajad kuni viimase ajani M. Cantori sarikkolmnurga ja sariktrapetsi fiktsioonisid tõsiasiadena. Erandina esineb W. W. Rouse Ball, kes Ahmese saaduste kohta ettevaatlikult ütleb¹⁷⁾: „Kui tekst on õieti tõlgitsetud, siis on mõned nendest saadustest valed.“

Arvatakse (Cantor, Gino Loria, Tropfke...), et Ahmese papüürus on kirjutatud enam kui poolteist tuhat aastat enne Kristust ja on nimelt ühe hästi vanema töö ärakiri. Kui see arvamine õige on, siis annavad eespool-esitatud asjaolud aluse järgmiseks otsuseks:

1. Juba enam kui poolteist tuhat aastat enne Kristust on egiptlastel käes olnud need geomeetriselised teadmised, mis meie ajani on jäänud tasaste pinnatükkide arvutamise alusteks, nimelt täisnurkse nelinurga, täisnurkse kolmnurga ja täisnurkse trapetsi pindala valemid.

2. Nende teadmiste avaldamiseks on juba siis olnud peale erisõnade (külge, suu, lõik...) veel oma kindel lausete kuju.

3. Juba siis ei ole kolmnurga ja trapetsi pindala valemid antud ilma põhjenduseta, vaid need valemid on tuletatud nelinurga pindala valemist.

17) W. W. Rouse Ball, A Short Account of the History of Mathematics (1922), p. 7.

Die geometrischen Figuren des Ahmes.

Der allgemeinen Annahme²⁾ entgegen sind im Papyrus Rhind¹⁾ das Dreieck und das Trapez (Fig. 1 und 2, Seite 3—4) nicht als gleichschenkelig, sondern als rechtwinklig aufzufassen, wie M. Simon³⁾ dies bereits getan hat.

Eisenlohr⁵⁾ und Cantor⁷⁾ haben das Dreieck als gleichschenkelig anerkannt, weil es nach der Zeichnung im Papyrus eher gleichschenkelig als rechtwinklig aussehe. Wirklich beträgt der obere Winkel in der Zeichnung (Fig. 1) nicht 90° , sondern 85° , der untere Winkel dagegen beträgt nicht ebenfalls 85° , wie es im gleichschenkeligen Dreieck sein sollte, sondern nur 75° . Es ist also in der Zeichnung ein Fehler gegen die Rechtwinkligkeit um 6% vorhanden, aber gegen die Gleichschenkligkeit um nicht weniger als 12% .

Hinsichtlich der Gleichschenkligkeit des Trapezes beziehen sich Eisenlohr⁹⁾ und Cantor¹⁰⁾ nicht mehr auf die Zeichnung. Cantor folgert die Gleichschenkligkeit des Trapezes aus der Gleichschenkligkeit des Dreiecks, so dass diejenige des Trapezes zusammen mit derjenigen des Dreiecks hinfällig wird. Eisenlohr folgert die Gleichschenkligkeit des Trapezes daraus, dass „ein solches bei der in Ägypten üblichen Zerlegung der Felder häufig entstehe“. Nun erzählt Herodot¹¹⁾ von viereckigen Parzellen (die kaum anders als rechtwinklig aufzufassen sind), und Lepsius findet in der Edfu-Inschrift¹²⁾ unter 58 Feldstücken 26 rechtwinklige Trapeze und kein einziges gleichschenkeliges.

Man kann drei weitere, obwohl indirekte, Argumente dafür anführen, dass es keinen Grund gibt, das Dreieck und Trapez des Ahmes als gleichschenkelige aufzufassen.

Das Dreieck und das Trapez des Ahmes müssen aus dem Grunde rechtwinklig sein, dass der geometrische Teil des Papyrus das Aussehen eines Systems trägt (Viereck, Dreieck, Trapez, Zerlegung des Dreiecks in ein kleineres Dreieck und mehrere Trapeze), und systematisch muss ja der Inhaltsberechnung eines rechtwinkligen Vierecks diejenige eines rechtwinkligen Dreiecks und eines rechtwinkligen Trapezes folgen, weil beides mit einem einzigen Schnitt sich in ein gleiches rechtwinkliges Viereck (ihr Viereck, nach Ahmes) verwandeln lässt.

Das Dreieck und das Trapez des Ahmes müssen noch darum rechtwinklig sein, weil sie, im Papyrus dem Viereck fol-

gend, in solcher Lage stehen, wie der übrigbleibende Teil des vorangehenden Vierecks (Fig. 3, S. 4), wenn von diesem Viereck seine rechts unten liegende Ecke zu einem grösseren oder kleineren Teil abgeschnitten wird. Diese Lage findet Cantor auffallend¹³⁾, weil die Basis des vermeintlich gleichschenkligen Dreiecks nicht, wie bei uns üblich, unten, sondern rechts steht! Doch könnte Cantor in Ahmes' Pyramidenberechnung wohl sehen, wie auch Ahmes bei wirklich gleichschenkligen Dreiecken die Basis unten zu zeichnen weiss (Fig. 5 und 6, S. 4). Auffallend ist, dass Cantor sich nicht gefragt hat, warum Ahmes von den vermeintlich gleichen Schenkeln nur an dem oberen (in der Zeichnung ersichtlich kürzeren) die Längenzahl geschrieben hat.

Das Dreieck und das Trapez des Ahmes müssen endlich darum rechtwinklig sein, dass der kurze geometrische Teil des Papyrus seines Autors sehr feines geometrisches Gefühl offenbart, so dass man nicht denken kann, dieser Autor gebe die Inhaltsformeln eines rechtwinkligen Dreiecks und eines rechtwinkligen Trapezes für den Inhalt anderer Figuren, wo diese Formeln unbegründet und sogar untauglich wären. Belege für dieses feine geometrische Gefühl sind: erstens das System (vom Viereck über das Dreieck und Trapez zur Zerlegung des Dreiecks), zweitens die ausgearbeitete Ausdrucksweise der Aufgaben und ihrer Lösungen und auch der Beweisführung beim Dreieck und Trapez, drittens diese Beweisführung selbst (... um zu machen ihr Viereck...) und letztens die ziemlich genaue Berechnung des Flächeninhalts des Kreises, welche ergibt:

$$\pi = 4 \cdot \frac{64}{81} = 3,16.$$

Aus der Zeichnung für Kreisberechnung (Fig. 4, S. 4) kann man folgern, dass der Autor eine unendliche Folge von Tangentenvielecken in Betracht gezogen hat, wo das erste ein Quadrat ist und jedes folgende ein reguläres Vieleck von doppelt soviel Seiten als das vorhergehende. Denn Euklides behandelt von einer solchen unendlichen Folge ebenfalls nur die zwei ersten Glieder. Jedes Vieleck aus dieser Folge ist grösser als der Kreis. Darum hat der Autor wohl auch das gewusst, dass das erhaltene Resultat zu gross ist.

Doch haben D. E. Smith, Gino Loria, F. Cajori, J. Tropfke²⁾ und fast alle anderen Geschichtschreiber der

Mathematik bis zur letzten Zeit die Meinung von Cantor geteilt. Als Ausnahme erweist sich nur W. W. Rouse Ball¹⁷⁾.

Man nimmt an (Cantor, Gino Loria, Tropfke...), der Papyrus sei mehr als anderthalb Jahrtausend v. Chr. geschrieben, und zwar sei er die Kopie eines noch älteren Werkes. Wenn diese Annahme richtig ist, so kann man aus den angeführten Tatsachen folgende Schlüsse ziehen:

1. Schon mehr als anderthalb Jahrtausend v. Chr. sind die Ägypter im Besitze derjenigen geometrischen Kenntnisse gewesen, die bis auf unsere Zeit Grundlagen der Berechnung der ebenen Flächenstücke geblieben sind, und zwar der Formeln für den Inhalt des rechtwinkligen Vierecks, des rechtwinkligen Dreiecks und des rechtwinkligen Trapezes.

2. Schon damals hat man für die Formulierung dieser Kenntnisse Fachausdrücke (Merit, Mündung, Abschnitt), wie auch eine besondere feste Form der Sätze gehabt.

3. Schon damals hat man die Inhaltsformeln für das Dreieck und das Trapez nicht ohne Begründung gegeben, sondern diese Formeln abgeleitet aus der Inhaltsformel des Vierecks.

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER ASERI- UND DER TALLINNA-STUFE IN EESTI

VON

K. JAANSOON-ORVIKU

I

TARTU 1927

Inhalt.

	Seite.
Geschichtliches	5
Landschaftliches	6
Stratigraphischer Teil	7
Oolithen-Zone	7
Echinosphaerites-Zone	11
Baukalkstein-Zone	18
Caryocystites-Zone	19
Zusammenfassung	22
Über die chemische Zusammensetzung der Kalksteine der Aseri- und der Tallinna-Stufe	22
Über die Mikrostruktur der Kalksteine der Aseri- und der Tallinna-Stufe	26
Fallen und Streichen	30
Die Aufschlüsse des Unter-Ordoviciums in Nord-Virumaa	32
Verzeichnis der angeführten Literatur	39
Verzeichnis der Ortsnamen	40

Geschichtliches.

In dieser Arbeit werden die Aseri- und die Tallinna-Stufe (nach Prof. H. Bekker's (1) Einteilung) in Virumaa, die beide zum Unter-Ordovicium gehören, hauptsächlich stratigraphisch-petrographisch beschrieben. Die zu diesen Stufen gehörigen Kalksteine werden in der Literatur (1) schon am Anfange des 19. Jahrhunderts erwähnt. In Murchison's Arbeit (2) werden sie als ein Teil des Orthoceratiten-Kalksteins bezeichnet. Fr. Schmidt hat sie in seiner Arbeit vom Jahre 1858 (3) als den oberen Teil des Vaginatenkalkes betrachtet. Erst später, in seiner Monographie über die ostbaltischen Trilobiten (4), hat Schmidt die oben erwähnten Kalksteine von dem echten Vaginatenkalkstein absondert und als Echinospaeritenkalk (C_1) beschrieben. Er beginnt die C_1 -Schichten mit der „oberen Linsenschicht“ (C_{1a}), deren Mächtigkeit nach ihm bis 0.3 m erreicht; die auf der „oberen Linsenschicht“ liegenden Kalksteine mit der Cystide *Echinospaerites aurantium* Gyll. wurden als eigentlicher Echinospaeritenkalk (C_{1b}) betrachtet. Die Mächtigkeit der C_1 -Schichten schätzte Schmidt auf 8—10 m. Auch hat er in seinen Arbeiten die grossen petrographischen und faunistischen Unterschiede der C_1 -Schichten im östlichen und westlichen Teile des Vorkommens derselben betont. Ebenso richtete er die Aufmerksamkeit darauf, dass die C_1 -Schichten auch vertikal gegliedert werden können. So hat er an den Ufern des Purtse-Flusses die C_1 -Schichten in folgende Abteilungen gegliedert (4, p. 25):

C_2

Lockere, mergelige und petrefaktenreiche Schichten.

Feste graue Kalkplatten mit vertikal gestellten Röhren, die mit Eisenoxyd gefüllt sind. Petrefaktenarm.

Schichten mit Echinospaeriten und *Asaphus latisegmentatus*.

Plattenkalke mit *Orthoceras cylindricum* Sch m., *Orthoceras regulare* Schloth. und *Lituites undulatus* Quenst.

B_3

Im Jahre 1916 erschien die Arbeit von Raymond (5), in welcher Schmidt's C_1a und der untere Teil der C_1b -Schichten als Dubowiki-Stufe beschrieben werden, der obere Teil der C_1b -Schichten aber als Tallinna-(Reval-)Stufe. Beide Stufen sind benannt nach typischen Vorkommen dieser Schichten. Raymond hat auch zuerst betont, dass die Linsen der „oberen Linsenschicht“ nicht nur in Kalksteinschichten von einer Mächtigkeit bis 0.3 m vorkommen, sondern dass sie auch in Kalksteinen von einer Mächtigkeit bis 2.5 m zerstreut gefunden werden. Er versuchte für beide Stufen petrographische Unterscheidungsmerkmale aufzustellen: der Kalkstein der Dubowiki-Stufe bestehe aus Fossilfragmenten, der Kalkstein der Tallinna-Stufe sei aber als Kalzit mit eingestreuten Dolomitekristallen ausgebildet. Beide Stufen haben ihre grösste Mächtigkeit im Osten; je weiter nach Westen, desto geringer wird die Mächtigkeit, besonders der Dubowiki-Stufe.

Im Jahre 1922 hat Prof. H. Bekker (1) die Dubowiki-Stufe als Aseri-Stufe bezeichnet.

In der Literatur findet man über die Aseri- und die Tallinna-Stufe ausser den oben genannten Arbeiten nur noch kürzere Notizen, welche, weil sie für die stratigraphische Beschreibung beider Stufen nichts Neues beibringen, nur im Text erwähnt werden.

Landschaftliches.

Die vorliegende Arbeit beruht auf Materialien, die im Laufe einiger Sommer in Nord-Virumaa gesammelt worden sind. Untersucht wurde das Gebiet zwischen Selja im Westen und der Grenze mit Ssowjet-Russland im Osten. Die Breite des Gebietes, vom Strande des Finnischen Meerbusens gerechnet, schwankt zwischen 10—15 km. Landschaftlich¹⁾ hat man es mit einem Kalkplateau zu tun, von welchem die postglaziale Transgression das vom Inlandeise herbeigeführte Moränenmaterial abgetragen hat. Nur an wenigen Stellen findet man aus Grundmoräne bestehende Erhöhungen. Im Norden wird die Ebene durch den Glint begrenzt, welcher grösstenteils als einheitliche Steilküste ausgebildet ist, teils aber in zwei Abteilungen zerfällt: die hangenden Kalksteine

1) Über die landschaftliche Gliederung dieses Gebietes vergleiche die Arbeiten von J. G. Granö (6) und A. Tammekann (7).

bilden eine mehr oder weniger deutliche, sich etwas landeinwärts ziehende Terrasse, während dagegen die darunter liegenden Sandsteine und der Blaue Ton den eigentlichen Gint ausmachen. Die Ebene wird von einigen Flüssen süd-nördlicher Richtung durchströmt, deren Täler tief in die Kalk- und Sandsteine hineingeschnitten sind.

Stratigraphischer Teil.

Die hier durchgeführte Einteilung der Aseri- und der Tallinna-Stufe in vier Zonen entspricht in ihren Hauptzügen der Einteilung der C₁-Schichten am Purtse-Fluss durch Fr. Schmidt. Obwohl es schon jetzt möglich ist, eine charakteristische Beschreibung der einzelnen Zonen zu geben, so ist damit das kennzeichnende Material der Zonen noch nicht erschöpft, besonders was die paläontologische Seite betrifft.

Oolithen-Zone.

In genannter Zone sind zusammengefasst die untersten Schichten der C₁-Kalksteine. Vollständige Profile dieser Zone findet man bei Narva-Joaoru, am Sötke-Fluss bei dem Gesinde Rutof, an den Ufern des Aluoja-Baches, am Purtse-Fluss und im Steinbruche nordwestlich von der Zementfabrik Aseri. An vielen anderen Stellen war es nur teilweise möglich, die Profile dieser Zone zu beobachten. In den genannten Aufschlüssen fanden sich folgende Profile.

Narva-Joaoru (Linkes Ufer des Narva-Flusses, nördlich von der Eisenbahnbrücke). (Taf. V. Karte 1, 116).

Echinosphaerites-Zone.

0.05-schichtiger, grauer, zum Teil violettgrauer, dichter Kalkstein mit Korrosionsfläche	0.25 m
Grünlichvioletter, dichter, dolomitischer Kalkstein mit reichlichen Oolithen	0.25 „
Grünlichvioletter, dichter, dolomitischer Kalkstein mit wenigen Oolithen	0.40 „
Grünlichvioletter, dolomitischer Kalkstein mit vielen Oolithen	0.05 „
Dünnschichtiger, grünlichvioletter, dolomitischer Kalk-	

stein mit dünnen Mergelschichten, Oolithen sehr spärlich	0.67 m
Grauer, stellenweise violetter, dolomitischer Kalkstein mit Oolithen	0.08 „
Grauer, stellenweise violetter, dolomitischer Kalkstein	0.08 „
Dickbankiger, grauer, dolomitischer Kalkstein mit reichlichen Oolithen	0.47 „
Kunda-Stufe.	

Linkes Steilufer am Sõtke-Fluss bei dem Gesinde Rutof.
(Taf. V. Karte 1, 76).

Echinosphaerites-Zone.

Grauer, schwach violetter Kalkstein mit Korrosionsfläche	0.36 m
Grauer Kalkstein mit Oolithen	0.18 „
Grauer Kalkstein	0.08 „
Grauer Kalkstein mit Oolithen	0.06 „
Grauer Kalkstein mit vielen linsenförmigen Oolithen	0.02 „
Violettgrauer, dichter Kalkstein, nur im oberen Teile Oolithen vorhanden	0.25 „
Violettgrauer Kalkstein mit Oolithen	0.07 „
Violettgrauer Kalkstein	0.07 „
Dickbankiger, grauer, kristallinischer Kalkstein mit dünnen Mergelschichten und Oolithen	0.42 „
Grauer, toniger Mergel.	0.05 „
Dickbankiger, grauer Kalkstein mit Oolithen	0.09 „
Grauer Kalkstein, fast oolithenleer	0.10 „
Dickbankiger, dunkelgrauer, kristallinischer Kalkstein mit vielen Oolithen von unregelmässiger Gestalt	0.46 „
Kunda-Stufe.	

Rechtes Steilufer am Aluoja-Bach. (Taf. V. Karte 1, 60. — Taf. I. Abb. 2).

Echinosphaerites-Zone.

Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein mit Korrosionsfläche	0.10 m
Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein mit vielen Oolithen	0.35 „
Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein mit Eisenoxyd-Streifen und wenigen Oolithen	0.55 „

Leicht verwitternder, grauer Kalkstein mit dünnen Mergelschichten und stellenweise vorkommenden Oolithen	0.90 m
Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein mit vielen Oolithen	0.20 „

K u n d a - S t u f e .

Linkes Steilufer am Purtse-Fluss, nördlich vom Dorfe Lügänuše.
(Taf. V. Karte 1, 27. — Taf. I. Abb. 1).

Echinosphaerites-Zone.

Dickbankiger, grauer Kalkstein mit Korrosionsfläche	0.16 m
Grauer Mergel	0.01 „
Dickbankiger, grauer Kalkstein mit stellenweise vorkommenden Oolithen	0.35 „
Dickbankiger, grauer Kalkstein mit vielen Oolithen	0.50 „
Dünnschichtiger, grauer Kalkstein mit wenigen unregelmässigen Oolithen	0.20 „
Dünnschichtiger, grauer Kalkstein mit dünnen Mergelschichten und wenigen unregelmässigen Oolithen	0.60 „
Dickbankiger, dunkel- oder hellgrauer Kalkstein mit vielen linsenförmigen Oolithen	0.25 „

K u n d a - S t u f e .

Steinbruch nordwestlich von der Zementfabrik Aseri.
(Taf. V. Karte 1, 17.)

Echinosphaerites-Zone.

Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein mit Korrosionsfläche	0.10 m
Durchschnittlich 0.12—0.15-schichtiger, grauer, eisenoxydreicher, leicht verwitternder Kalkstein; im oberen Teile (0.40 m) mit wenigen, unregelmässigen Oolithen, im unteren Teile mit vielen Oolithen	1.20 „
Der Kalkstein wie der obige, die Oolithen aber grösser und viel reichlicher, wodurch die Farbe des Gesteins gelblichgrau wird	0.58 „
Mergel	0.01 „

K u n d a - S t u f e .

In den angeführten Profilen findet man eine Dreiteilung der Stufe. Der untere Teil besteht aus einem dickbankigen

dunkel- oder hellgrauen Kalkstein, welcher infolge dünner Tonzwischenlagen leicht verwittert. Die Oolithen kommen reichlich vor und sind dabei grösser als die Oolithen der oberen Schichten derselben Zone. Die Form der Oolithen ist meistens eine unregelmässige. Die Mächtigkeit dieses Teiles ist rund 0.50 m.

Der mittlere Teil der Zone besteht aus dünnschichtigem Kalkstein mit dünnen Mergelzwischenlagen, wodurch die Verwitterbarkeit dieser Schichten gross und charakteristisch für sie wird. Die Farbe des Gesteins entspricht der Farbe des unteren Teiles. Die Oolithen sind kleiner und ihr Vorkommen ist wechselnd: in einigen Schichten sind sie reichlich vorhanden, in anderen können sie völlig fehlen. Die Mächtigkeit dieses Teiles ist durchschnittlich 1.0 m.

Der oberste Teil der Zone besteht wieder aus dickbankigem Kalkstein, welcher recht beständig ist. Die Farbe des Gesteins ist heller. In den unteren Schichten sind die Oolithen reichlich vertreten, in den oberen können sie fehlen. Die Mächtigkeit der Schichten ist ungefähr 0.50 m.

Die einzelnen Teile der Zone sind in den Aufschlüssen gut zu erkennen, schon nach dem Verwitterungszustande der einzelnen Schichten, wie man auf Taf. I, Abb. 1 und 2 sieht.

Der Charakter des Gesteins im Westen und im Osten ist verschieden: im Westen findet man immer einen Kalkstein, dessen Farbe der angeführten entspricht, im Osten aber herrscht violettgrauer dolomitischer Kalkstein vor. Eine scharfe Grenze zwischen beiden Gesteinen kann man nicht beobachten. Beide Gesteine können sogar parallel vorkommen, wie es aus den Profilen am Sötke-Fluss zu ersehen ist: bei der Lehtmets-Mühle besteht die Zone aus grauem Kalkstein, einige hundert Meter südlicher dagegen, bei dem Gesinde Rutof, besteht sie zum Teil aus violettgrauem, etwas dolomitischem Kalkstein.

Die Zone erreicht ihre grösste Mächtigkeit im Osten, wo diese 2.50 m beträgt. Im Westen wird die Mächtigkeit der Zone immer geringer (Pürtse — 2.04 m, Aseri 1.78 m), und im Steinbruche bei Ojaküla ist sie schon ausgekeilt. Der westlichste Aufschluss der Zone befindet sich im Bachbette bei dem Dorfe Koila (Karte 1, 12). Da zwischen Koila und Kunda Aufschlüsse der Zone fehlen, so ist es schwer, eine genauere Stelle des Auskeilens der Zone anzugeben.

Faunistisch ist die Zone als arm anzusehen. Bisher hat man nur *Lycophoria nucella* Dalm. gefunden, nämlich in dem Steinbruche bei Valaste-Suurkraav (Karte 1, 49), wo sie kleine Nester bildend vorkommt. Da die Fe_2O_3 -Oolithen in der ganzen Zone vorkommen, ist die Zone Oolithen-Zone genannt worden. Die untere Grenze der Zone (gegen die Kunda-Stufe) ist dadurch leicht erkennbar, dass die Oolithen schon in der untersten Schicht der Zone reichlich vorhanden sind. Die obere Grenze der Zone (gegen die Echinospaerites-Zone) ist schön ausgebildet durch die Korrosionsfläche, welche bei der Beschreibung der folgenden Zone besprochen wird.

Beim Vergleiche der Oolithen-Zone mit älteren Einteilungen sieht man, dass die „obere Linsenschicht“ Schmidt's dem unteren oolithenreichen Teile der Oolithen-Zone entspricht, der mittlere und obere Teil der Zone wird von Schmidt als unterer Teil des echten Echinospaeritenkalks angesehen. In der Einteilung der C_1 -Schichten am Purtse-Fluss entsprechen die plattigen Kalke mit Cephalopoden der Oolithen-Zone. In den Raymond'schen Profilen von Aseri und Ontika entsprechen die oolithenführenden Kalksteine von einer Mächtigkeit bis 2.50 m ungefähr der Oolithen-Zone.

Echinospaerites-Zone.

Die besten Aufschlüsse dieser Zone befinden sich am linken Steilufer des Sõtke-Flusses bei dem Gesinde Rutof, im Steinbruch am Glint etwa 1 km westlich von Martsa, am linken Steilufer des Purtse-Flusses nördlich vom Dorfe Lügänuuse, im Steinbruch nordwestlich von der Zementfabrik Aseri und im Steinbruch bei Ojaküla. In den genannten Aufschlüssen findet man folgende Profile.

Linkes Steilufer des Sõtke-Flusses bei dem Gesinde Rutof.

(Taf. V. Karte 1, 76).

Baukalkstein-Zone.

Unten dickbankiger, oben leicht in dünn-schichtigen zerfallender, violettgrauer Kalkstein mit Oolithen, welche in den unteren und oberen Schichten reichlich vorhanden sind, in den mittleren Schichten aber spärlich. Die obersten (0.20 m) Schichten enthalten nur weisse $CaCO_3$ -Oolithen 1.05 m

Unten (0.60 m) dickbankiger, oben dünnschichtiger, bunter, dolomitischer Kalkstein	1.80 m
Dickbankiger, dolomitischer Kalkstein	0.16 „
Oolithen-Zone.	

Steinbruch am Glint, etwa 1 km westlich von Martsa.
(Taf. V. Karte 1, 54).

Baukalkstein-Zone.

Grauer Kalkstein mit vielen Oolithen, im oberen Teile CaCo ₃ -Oolithen	0.35 m
Mergel	0.03 „
Dickbankiger, grauer Kalkstein mit vielen Oolithen	0.24 „
Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein mit wenigen Oolithen	0.29 „
Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein mit vielen Oolithen	0.28 „
Dickbankiger, leicht in dünnschichtigen zerfallender, grauer, dichter Kalkstein mit wenigen Oolithen	0.30 „
Dünnschichtiger, grauer, dichter Kalkstein mit wenigen Oolithen	0.35 „
Dickbankiger, leicht in dünnschichtigen zerfallender, grauer, dichter Kalkstein mit wenigen Oolithen und vielen Echinospaeriten	0.35 „
Dickbankiger, grauer Kalkstein mit vielen Oolithen	0.22 „
Dickbankiger, grauer Kalkstein mit wenigen Oolithen	0.23 „
Dickbankiger, grauer Kalkstein mit vielen Oolithen	0.33 „
Dickbankiger, grauer, oolithenleerer Kalkstein	0.16 „
Oolithen-Zone.	

Linkes Steilufer des Purtse-Flusses nördlich vom Dorfe Lügänuuse.
(Taf. V. Karte 1, 27).

Grauer, dichter Kalkstein mit vielen Oolithen	0.20+ m
Dünnschichtiger, dichter Kalkstein mit wenigen Oolithen	0.53 „
Grauer Kalkstein mit Oolithen	0.05 „
Dünnschichtiger, grauer, dichter Kalkstein mit wenigen Oolithen und vielen Echinospaeriten	0.42 „
Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein mit vielen Oolithen	0.15 „
Dickbankiger, grauer Kalkstein mit sporadisch vorkom-	

menden Oolithen, die unteren Schichten sehr reich an Versteinerungsfragmenten	0.75 m
Dickbankiger, oolithenfreier Kalkstein	0.15 „
Oolithen-Zone.	

Steinbruch nordwestlich von der Zementfabrik Aseri.

(Taf. V. Karte 1, 17).

Baukalkstein-Zone.

Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein, in den oberen Schichten CaCO_3 -Oolithen, in den unteren Fe_2O_3 - Oolithen	0.20 m
Mergel	0.08 „
Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein mit wenigen Oolithen	0.27 „
Mergel	0.01 „
Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein mit wenigen Oolithen	0.77 „
Mergel	0.01 „
Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein mit wenigen Oolithen; Echinospaeriten vorhanden	0.70 „
Dickbankiger Kalkstein mit wenigen Oolithen	0.25 „
Dickbankiger, oolithenleerer Kalkstein	0.13 „
Oolithen-Zone.	

Steinbruch bei Ojaküla.

(Taf. V. Karte 1, 1. — Taf. II. Abb. 2. — Taf. III. Abb. 1).

Baukalkstein-Zone.

Grauer Kalkstein mit Oolithen, im oberen Teile CaCO_3 - Oolithen	0.17 m
Dickbankiger, dichter Kalkstein mit wenigen Oolithen	0.24 „
Dickbankiger, dunkelgrauer, dichter Kalkstein mit vie- len grossen Oolithen.	0.55 „
Dickbankiger, bläulichgrauer Kalkstein mit Echino- spaeriten	0.70 „
Korrosionsfläche	—

Kunda-Stufe.

Nach dem petrographischen Charakter kann man die Zone ebenfalls in drei Teile zerlegen.

Die untere Grenze der Zone ist ausgebildet als Korrosionsfläche, welche mit Eisenoxyd bedeckt ist und auf welcher ein-

zelne geschichtete, dünne, grösstenteils unregelmässig gestaltete, wahrscheinlich aus Ca-Carbonat und -Phosphat zusammengesetzte Konkretionsbildungen zu finden sind. Im Westen (Ojaküla) findet man auf der Korrosionsfläche kein Eisenoxyd, die Konkretionsbildungen sind aber massenhaft vorhanden. Die Korrosionsfläche lässt sich in allen entsprechenden Profilen verfolgen; besonders charakteristisch ausgebildet ist sie im Osten, wo sie zwischen zwei Kalkschichten, die untere zur Oolithenzone, die obere zur weiter unten zu besprechenden Zone gehörend, als braungelbes welliges Band zum Vorschein kommt (Taf. II, Abb. 1).

Der untere Teil der Zone besteht aus dickbankigem, grauem, dichtem, eisenoxydhaltigem Kalkstein, welcher im Osten vom Sötke-Fluss an hauptsächlich als bunter dolomitischer Kalkstein ausgebildet ist. Oolithen findet man wenig: wenn man vom Profil im Steinbruch bei Aseri absieht, so könnte man sagen, dass die entsprechenden Schichten oolithenfrei sind. Bemerkenswert ist, dass die untersten Schichten (0.30 m) sehr reich an Versteinerungsfragmenten sind; grösstenteils sind es Bruchstücke von Asaphiden, welche dem Gesteine eine brekzienähnliche Struktur geben. Die Mächtigkeit der zu diesem Teile gehörigen Schichten ist im Osten rund 1.00 m. Nach Westen hin keilen die Schichten aus, und im Steinbruch bei Ojaküla findet man sie in einer Mächtigkeit von nur 0.10 m.

Der mittlere Teil der Zone besteht aus dünnschichtigem, eisenoxydhaltigem Kalkstein (im Osten zum Teil aus buntem dolomitischem Kalkstein), welcher leicht verwittert und infolgedessen vom dickschichtigen Kalksteine des unteren Teiles sehr gut zu unterscheiden ist. Oolithen findet man in einigen Schichten reichlich, in anderen können sie vollständig fehlen. Im Steinbruch bei Ojaküla hat das Gestein eine andere Ausbildung: hier hat man es mit dickschichtigem, grauem, oolithenleerem Kalksteine zu tun. Die Parallelisierung dieses Kalksteins mit den entsprechenden Schichten im Osten ist nur dank der Korrosionsfläche und der Fauna möglich. Die Mächtigkeit dieses Teiles ist im Osten 1.80-m, im Westen nur 0.60 m.

Der obere Teil der Zone ist im Westen teils als dickbankiger, teils als dünnschichtiger, grauer, dichter Kalkstein, im Osten als bunter, dolomitischer Kalkstein ausgebildet. In den oberen und unteren Schichten findet man viele Oolithen, meistens linsenförmige, in den mittleren, leicht verwitternden Schichten sind nur

wenige Oolithen zu finden, und diese von unregelmässiger Form. In den obersten Schichten, in einer Mächtigkeit von 0.20 m, kommen nur aus CaCO_3 bestehende Oolithen vor. Die Mächtigkeit dieses Teiles ist im Osten 1.50 m und sinkt im Westen bis 1.00 m herab. Weil in diesen Schichten viele Cephalopoden zu finden sind, so wurde der Kalkstein Cephalopodenkalk genannt.

Die Mächtigkeit der ganzen Zone ist am grössten im Osten, wo sie zwischen Narva und Vaivaru um 3.70 m schwankt, zwischen Sötke und Purtse beträgt sie 2.90 m, bei Aseri 2.40 m und bei Ojaküla 1.60 m.

Faunistisch ist diese Zone reicher als die anderen. An erster Stelle sei die Cystide *Echinosphaerites aurantium* Gyll. mut. *infra* Hecker erwähnt, deren Exemplare im unteren Teile der Zone selten vorkommen, im mittleren Teile massenhaft und im oberen Teile wieder selten vorhanden sind. In die hangenden Zonen geht diese Mutation nicht über. Weil die vertikale Verbreitung der genannten Cystide auf diese Zone beschränkt ist, so wurde die Zone Echinosphaerites-Zone genannt. Von anderen Cystiden findet man hier *Glyptosphaerites leuchtenbergi* Volb. und *Cryptocrinus laevis* Pander, welcher bei Raymond (5) als Leitfossil der Tallinna-Stufe angegeben wird. Schmidt hat ihn in Russland in der „oberen Linsenschicht“ gefunden. Auch *Caryocystites laevis* Hecker habe ich in dieser Zone gefunden, nicht aber im gleichen Niveau mit dem *Caryocystites aranea* Schloth., wie es Hecker angibt (14).

Von Gastropoden sei erwähnt *Hyalithus acutus* Eichw. und *Hyalithus* sp. Die Hyolithen mit einer unbestimmten *Pleurotomaria* und einer *Diplotrypa* sp. sind charakteristisch für den Cephalopodenkalkstein.

Von Cephalopoden sind bisher folgende Arten bestimmt:

- Orthoceras fasciatum* Ang.
- „ *nicholsoni* Boll.
- „ *wahlenbergi* Boll.
- „ *scabridum* Ang.
- Endoceras duplex* Wahlb.
- „ *commune* Wahlb.
- Lituites lituus* Montf.

Von Trilobiten sind folgende Arten gefunden:

- Iliaenus latilavivus* Eichw., bisher in Russland in der Kunda-(B₃)-Stufe gefunden.

- Illaenus intermedius* Holm., bisher in der Tallinna-Stufe in West-Eesti gefunden.
- „ *tauricornis* Kut.
- „ *revaliensis* Holm., bisher in der Kunda-Stufe gefunden.
- „ *dalmani* Volb.
- „ *chudleighensis* Holm.
- „ *sinuatus* Holm.
- „ *schmidti* Niesz k.
- „ *oblongatus* Ang. f. *typica*.
- Asaphus platyurus* Ang.
- „ „ var. *laticauda* Sch m., bisher in der Kunda-Stufe gefunden.
- „ *cornutus* Pand.
- „ „ var. *holmi* Sch m.
- „ *laevissimus* Sch m.
- „ „ var. *laticauda* Sch m., bisher nur in Russland in C₁ gefunden.
- „ *eichwaldi* Sch m.
- „ „ var. *applanata* Sch m.
- Ptychopyge globifrons* Eich w., bisher nur in der Kunda-Stufe gefunden.
- Cheirurus macrophthalmus* Kut., bisher nur in Russland in C₁ gefunden.
- „ „ var.
- Pterygometopus panderi* Sch m.
- Cybele panderi* Sch m., bisher in Russland in C₁ gefunden.
- Harpes spasski* Eich w.

Die am häufigsten vorkommenden Arten sind: *Illaenus tauricornis* Kut., *Illaenus sinuatus* Holm., *Asaphus platyurus* Ang., *Asaphus cornutus* Pand.

Die *Asaphus*- und *Illaenus*-Fauna, welche von Schmidt als charakteristisch für C₁ angesehen wurde, beschränkt sich hauptsächlich auf die liegende Echinospaerites-Zone, in hangenden Zonen findet man nur einige Arten von Asaphiden und Illaeniden.

Die Echinospaerites-Zone im Osten, das heisst bis zur Auskeilungsstelle der Oolithenzone, entspricht dem unteren Teile des Echinospaeritenkalkes bei Schmidt. Im Westen werden der untere und mittlere Teil der Zone bei Schmidt zum Vaginat-

kalk (B_3) gerechnet, der obere Teil der Zone aber, der Cephalopodenkalk, wird als „obere Linsenschicht“ betrachtet. Es ist wahr, dass Oolithen in diesen Schichten vorhanden sind, aber stratigraphisch hat man es mit jüngeren Schichten zu tun als in der Oolithenzone. Auch entspricht Schmidt's Beobachtung, dass die „obere Linsenschicht“ (unterer Teil der Oolithenzone) im Westen cephalopoden- und gastropodenreich sei, nicht den Tatsachen: Schmidt's „obere Linsenschicht“ im Westen, entsprechend dem oberen Teile der Echinospaerites-Zone (Cephalopoden-Kalk), findet man auch im Osten, und sie ist überall cephalopoden- und gastropodenreich, was schon früher betont worden ist.

Da Schmidt die C_1 -Schichten mit den oolithischen Kalksteinen anfang und dadurch im Westen faunistisch zu C_1 gehörige Schichten, welche unter den oolithischen Schichten vorhanden sind, zu dem Vaginatenkalk zählte, so sind dadurch in der vertikalen Verbreitung der Fauna einige Missverständnisse entstanden. Schmidt hat den *Asaphus platyurus* Ang. var. *laticauda* Schm. in den obersten Schichten des Vaginatenkalkes in West-Eesti gefunden, bei Malla unweit Kunda soll die genannte var. auch in die „obere Linsenschicht“ übergehen; östlich von hier hat man var. *laticauda* Schm. nicht gefunden. Ebendasselbe gilt für *Ptychopyge globifrons* Eichw., welche Art in West-Eesti gleich unter der „oberen Linsenschicht“ vorkommen soll. Im Westen gehören aber die oolithenleeren unter Schmidt's „oberen Linsenschichten“ (C_{1a}) liegenden Schichten in Wirklichkeit zu den C_1 -Schichten. Die Fauna, welche in West-Eesti bisher als zu den C_{1a} -Schichten gehörig angenommen wurde, muss man zur Fauna des Cephalopodenkalkes der Echinospaerites-Zone rechnen. Die Angaben über die vertikale und horizontale Verbreitung der C_1 -Fauna haben dadurch, dass die C_1 -Schichten stratigraphisch unrichtig bestimmt wurden, in ihrem Wert viel verloren, und es muss eine Neubestimmung der Fauna der C_1 -Schichten vorgenommen werden.

In der Einteilung, die von Schmidt am Purtse-Fluss durchgeführt ist, entsprechen der Echinospaerites-Zone die Schichten mit Echinospaeriten und *Asaphus latisegmentatus*.

Bei Raymond entspricht der Echinospaerites-Zone der Echinospaeritenkalk von einer Mächtigkeit von 2.50 m, gemessen im Steinbruch bei Aseri; der von ihm genannte *Endoceras*-Kalkstein scheint auch in dieselbe Zone zu gehören.

Baukalkstein-Zone.

Diese Zone wird so genannt, weil hierher gehörige Kalksteinschichten in vielen Steinbrüchen zu Bauzwecken gebrochen werden. Schöne Aufschlüsse der Zone finden sich: in den Steinbrüchen im westlichen Teile Narvas, am Sötke-Fluss, am Ohaku-Fluss, in den Steinbrüchen bei Lügänuuse, Rannaküla, Aseri und Kunda. Aber nirgends findet man ein vollständiges Profil der Zone, und auch durch Kombination ist es nicht gelungen ein solches zu schaffen. Man findet nur untere Schichten mit liegender Stufe oder obere Schichten mit hangender Stufe. Infolgedessen ist auch die wahre Mächtigkeit der Zone unbekannt, man kann sie jedoch auf 5—8 m schätzen. Das Gestein der Zone ist dickbankiger (Schichten bis 0.25 m), dichter, grauer Kalkstein mit vertikalen, von Eisenoxyd erfüllten Adern (Taf. III. Abb. 2), welche von Schmidt (4, p. 25) als Stielbildungen grosser Meeresalgen, von Raymond (5, p. 197) aber als Wurmgänge angesehen werden. Im Osten ist das Gestein als dolomitischer, bunter, leicht poröser Kalkstein ausgebildet, in welchem die Fe_2O_3 -Adern schwächer auftreten.

Die untere Grenze der Zone ist scharf ausgebildet dank den CaCo_3 -Oolithen der liegenden Zone. Die obere Grenze der Zone aber ist weniger deutlich. Den Übergang der Zone in die hangende konnte man nur **am linken Ufer des Ohaku-Flusses** (Fig. 1, Karte 1, 36) beobachten, wo folgendes Profil zu finden ist.

Caryocystites-Zone.

Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein mit Fe_2O_3 -Adern	0.38 m
Dünnschichtiger, grünlichgrauer, mergeliger Kalkstein	0.10 „
Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein mit Fe_2O_3 -Adern	0.90 „
Dünnschichtiger, grauer, dichter Kalkstein	0.20 „
Dünnschichtiger, gelblichgrauer, mergeliger Kalkstein	0.07 „
Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein mit Fe_2O_3 -Adern	0.07 „
Dünnschichtiger, grauer, dichter Kalkstein	0.13 „
Dickbankiger, grauer, kristallinischer Kalkstein mit Fe_2O_3 -Adern	1.60+ „

Als obere Grenze der Zone sind die obersten dichten Kalksteinschichten, welche noch vollständig den untersten liegenden gleichen, angenommen.

Faunistisch ist die Zone arm. An Cephalopoden sind gefunden:

Endoceras damesii D w t z.

- Endoceras duplex* Wahlb.
- „ *cancellatum* Eichw.
- Orthoceras fasciatum* Ang.
- „ *columnare* Marklin.
- „ *nicholsoni* Boll.
- „ *regulare* Schloth.

Von Brachiopoden und Bryozoen findet man nur einige Arten, Cystiden hat man bisher nicht gefunden.

Bei Schmidt entspricht der Baukalkstein-Zone der mittlere Teil des Echinospaeritenkalkes. In der Einteilung am Purtse-Fluss sind mit der Baukalkstein-Zone identisch die festen grauen Kalkplatten mit vertikal gestellten Adern. Raymond und Bekker lassen die Tallinna-Stufe mit den zu dieser Zone gehörenden Schichten beginnen.

Caryocystites-Zone.

Die Aufschlüsse dieser Zone findet man nur im Gebiete zwischen Lügänuuse, Ärra und Lohkuse, wo an den Ufern der Flüsse Purtse und Ohaku bis 3.0 m hohe Profile frei liegen. Hier sollen nur zwei Profile aufgeführt werden, welche für die Zone charakteristisch sind.

1. Linkes Steilufer des Purtse-Flusses, Kõrgekallas genannt, etwa 1 km südwestlich vom Gute Püssi. (Fig. 1, Karte 1, 39 und Taf. IV. Abb. 1).

Dickbankiger, kristallinischer, grauer Kalkstein mit Eisenoxyd	0.04 m
Dünnschichtiger, mergeliger, gelblich- oder grünlich-grauer Kalkstein	0.90 „
Dickbankiger, grauer, kristallinischer Kalkstein mit Eisenoxyd	0.16 „
Mergel, in trockenem Zustande braun	0.01 „
Dünnschichtiger, gelblich- oder grünlichgrauer Kalkstein	0.90 ¹⁾ „

2. An beiden Ufern des Ohaku-Flusses (Fortsetzung des vorigen Profiles). (Fig. 1, Karte 1, 36).

Bläulichgrauer Kalkmergel	0.08 m
Dickbankiger, grauer, kristallinischer Kalkstein mit Eisenoxyd	0.07 „

1) In Fig. 1 entsprechen dem Schichtenkomplexe 0.90 m die Schichtenkomplexe 0.30+0.20+0.15+0.25 m.

angenommen wird, von den oberen Brandschieferschichten durch bis 0.90 m mächtige Kalksteine und Mergel getrennt, wie es aus den Profilen zu ersehen ist (Tabelle I).

Tab. I. Die Grenze der Kukruse- und der Tallinna-Stufe.

	Linkes Ufer des Purtse-Flusses beim Dorfe Lohkuse (Karte 1,40)	Rechtes Ufer des Uuemõisa-Flusses beim Dorfe Uuemõisa, oberhalb der Brücke (Karte 1,33a)	Linkes Ufer des Koljala-Flusses beim Dorfe Koljala, 100 m oberhalb der Brücke (Karte 1,32a)
Kukruse-Stufe	Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein 0.10 Gelblichgrauer Mergel 0.43		
	Dünnschichtiger, gelblichgrauer, mergeliger Kalkstein . . 0.15		Kalkstein 0.20
	Bläulichgrauer Mergel 0.30	Dünnschichtiger Mergel 0.30	Mergel 0.10
	Dickbankiger, grauer, dichter Kalkstein, im unteren Teile bituminös 0.27	Bituminöser, dichter Kalkstein 0.27	Dichter Kalkstein 0.20
	Hellbrauner Brandschiefer 0.13 Dunkelgrauer Brandschiefer, im unteren Teile dunkelgrauer Mergel 0.12	Brüchiger (erdiger), im feuchten Zustande dunkelbrauner Brandschiefer . . . 0.1	Brandschiefer . . . 0.1
Tallinna-Stufe	Grünlichgrauer Mergel	Kalkstein mit Mergel 0.20+	Dichter, grauer Kalkstein 0.05 Dünnschichtiger Kalkstein mit Mergel 0.21
			Dichter, etwas bituminöser Kalk . . 0.04 Dünnschichtiger, mergeliger Kalkstein 0,50

Faunistisch ist diese Zone reicher als diese Baukalkstein-Zone. Von Cystiden ist für dieselbe charakteristisch *Caryocystites ara-*

nea Schloth., nach welcher auch die Zone genannt ist. Auch erscheint hier *Glyptosphaerites leuchtenbergi* Volb. von neuem. Bemerkenswert ist, dass die Fauna der Caryocystites-Zone der Kukruse-Stufe sehr nahe steht, was schon Schmidt betont hat. Sagt er doch, dass mit den „meist lockeren, mergeligen und petrefactenreichen Schichten“ am Purtse-Fluss, welche der Caryocystites-Zone entsprechen, „die Abteilung C₂ beginnt“ (4. p. 25). Er hat damit nur die Ähnlichkeit der Faunen beider Stufen unterstreichen wollen, die C₂-Schichten lässt er aber mit der untersten Brandschieferschicht (4. p. 28) beginnen.

Im allgemeinen entspricht der Caryocystites-Zone der obere Teil des Echinospaeriten-Kalkes bei Schmidt und die obere Hälfte der Tallinna-Stufe bei Raymond und Bekker.

Zusammenfassung.

Vorläufig muss man, mangels genügender Tatsachen, die alten bekannten Stufen beibehalten und die beschriebenen Zonen in diese hineinpassen: die Oolithen- und Echinospaerites-Zone bilden zusammen die Aseri-Stufe, die Baukalkstein- und Caryocystites-Zone aber die Tallinna-Stufe.

Doch sei darauf hingewiesen, dass die Oolithen-Zone ihrem petrographischen Charakter nach, und auch faunistisch, näher zur Kunda-Stufe steht als zur Echinospaerites-Zone, von welcher sie durch eine Korrosionsfläche getrennt ist; es wäre vielleicht zweckmässiger, die Oolithen-Zone zur Kunda-Stufe zu rechnen, die anderen drei Zonen aber zu einer einzigen Stufe zu vereinigen. Weitere beabsichtigte Untersuchungen dürften diese Frage klären. Die beigelegten Tabellen II und III enthalten die Einteilung der C₁-Schichten nach Schmidt, nach Raymond — Bekker, sowie nach den letzten Untersuchungen.

Über die chemische Zusammensetzung der Kalksteine der Aseri- und der Tallinna-Stufe.

Ausser Kupfer's (9) Analysen des Vaginatenskalkes (nach F. Schmidt's Einteilung vom Jahre 1858) sind keine neueren Arbeiten über die chemische Zusammensetzung der Kalksteine der Aseri- und der Tallinna-Stufe erschienen.

Tab. II.

Fr. Schmidt		K. Jaansoon-Orviku		Raymond— Bekker
1882— 1907	Einteilung am Purtse-Fluss	1924—1925		1916—1922
Echinosphaeriten-Kalk (C _{1b}) 8—10 m	Lockere, mergelige, petrefaktenreiche Schichten	Dünnschichtiger Kalkstein mit mergeligem Kalkstein.		Caryocystites-Zone 4 m
	Kalkplatten mit vertikal gestellten Eisenoxyd-Röhren	Dickbankiger, dichter Kalkstein resp. dol. Kalkstein mit vertikalen Fe ₂ O ₃ -Adern.		Baukalkstein-Zone 5—8 m
	Schichten mit Echinosphaeriten	Cephalopodenkalk mit vielen Oolithen. Dünnschichtiger Kalkstein resp. dol. Kalkst. mit Oolithen und vielen Echinosphaeriten. Dickbankiger Kalkstein resp. dol. Kalkst. mit wenigen Oolithen.		Echinosphaerites-Zone 3.70 m
	Obere Linsenschicht 0.3—0.5	Plattenkalke mit Cephalopoden	Korrosionsfläche. Dickbankiger Kalkstein (dol. Kalkst.) mit Oolithen. Dünnschichtiger Kalkstein (dol. Kalkst.) mit Oolithen. Dickbankiger Kalkstein resp. dol. Kalkstein mit vielen Oolithen.	
K u n d a - S t u f e .				

Die vertikale Einteilung der Aseri- und der Tallinna-Stufe in Ost-Viru-maa nach Schmidt, Raymond—Bekker und nach neueren Untersuchungen.

Dank dem Entgegenkommen der Verwaltung der Zementfabrik Kunda und des Herrn Ing. Grimm gelang es mir, die in den Laboratorien der Zementfabrik ausgeführten Analysen der Kalksteine aus dem Ojaküla-Steinbrüche zu erhalten. Durch die freundliche Vermittelung des Herrn Ing. R. Jannsen erhielt ich auch die Analysen der Kalksteine aus dem Steinbruch der

Tab. III.

Fr. Schmidt 1882—1907	K. Jaanson-Orviku 1924—1925	Raymond-Bekker 1916—1922
Echinosphaeritenkalk C _{1a}	Caryocystites-Zone m ?	Tallinna- (Reval-) Stufe
	Baukalkstein-Zone m ?	
Obere Linsenschicht C _{1a}	Cephalopodenkalk	Aseri- (Duboviki-) Stufe
K u n -	Echinosphaerites-Zone 1.60 m	- d a -
	S t u f e	

Die vertikale Einteilung der Aseri- und der Tallinna-Stufe in West-Virumaa nach Schmidt, Raymond—Bekker und nach neueren Untersuchungen.

Zementfabrik Aseri. Die genannten Analysen sind in den Tabellen IV und V niedergelegt. Wie man sieht, sind die obersten Schichten der Kunda-Stufe, beide Zonen der Aseri-Stufe und die untersten Schichten der Tallinna-Stufe analysiert worden.

Der CaO-Gehalt der Kalksteine ist beinahe konstant und schwankt nur um einige $\frac{0}{100}$. In dem unteren Teile der Oolithen-Zone und in der Kunda-Stufe fällt der CaO-Gehalt um einige $\frac{0}{100}$, dagegen sind diese Schichten reicher an SiO₂ und Al₂O₃, als die anderen Schichten. In dem unteren Teile der

Tab. IV.

	Baukalkstein-Zone		Echinosphaerites-Zone			Kunda-Stufe			
	I. 0.33	II. 0.775	III. 0.673	IV. 0.533	V. 0.61	VI. 0.525	VII. 0.755	VIII. 0.58	IX. 0.49
SiO ₂	3.7	3.7	5.1	6.2	5.2	5.0	4.6	6.3	6.0
Al ₂ O ₃	2.4	2.5	3.5	3.7	5.2	3.6	3.1	3.9	3.6
Fe ₂ O ₃	1.1	1.7	1.6	3.9	1.1	0.9	1.5	1.3	1.2
CaO	49.4	46.6	48.5	47.9	47.6	49.3	47.1	47.6	48.2
MgO	1.7	3.9	1.2	0.8	0.7	1.3	2.9	1.7	1.5
Glühverlust	41.3	40.9	39.7	38.2	38.9	39.1	40.2	38.7	39.0
	99.6	99.3	99.6	100.7	98.7	99.2	99.4	99.5	99.5

Die chemischen Analysen der Kalksteine aus dem Ojaküla-Steinbruche.

Tab. V.

	Aseri-Stufe														Kunda-Stufe			
	Tallinna-Stufe		Echinosphaerites-Zone							Oolithen-Zone					Kunda-Stufe			
	Baukalkstein-Z.		0.34	0.34	0.38	0.47	0.30	0.50	0.22	0.47	0.40	0.39	0.26	0.24	0.40	0.40	0.41	0.39
SiO ₂	4.2	4.4	5.1	6.4	5.8	6.8	7.9	6.6	7.0	6.5	6.7	10.2	9.0	11.7	10.6	14.1	13.0	8.3
Al ₂ O ₃	1.9	2.6	2.6	3.6	3.1	3.1	4.0	3.6	4.7	2.8	2.7	3.4	4.1	5.1	3.9	5.7	5.3	4.8
Fe ₂ O ₃	2.2	1.4	2.3	2.2	2.3	3.1	2.5	3.0	3.7	2.7	4.2	5.7	5.7	7.1	2.8	2.3	2.0	1.4
CaO	44.6	46.1	48.4	46.2	48.3	46.3	46.5	47.7	46.1	47.5	45.4	40.8	42.5	38.6	42.5	39.5	40.4	43.8
MgO	6.0	4.6	2.0	1.4	1.1	2.7	1.1	1.0	1.2	1.6	2.3	2.6	2.2	2.3	3.2	2.3	3.1	3.8
Rückstand	1.6	1.9	1.8	3.4	2.3	2.0	2.2	2.1	2.0	2.1	2.4	4.0	2.3	3.6	2.8	3.9	4.0	0.8
Glühverlust	39.5	39.0	37.8	36.7	37.1	36.0	35.8	36.0	35.2	36.8	36.3	33.3	34.2	31.6	34.2	32.2	32.2	37.3
	100.0	100.0	100.0	99.9	100.0	100.0	100.0	100.0	99.9	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.2

Die chemischen Analysen der Kalksteine aus dem Steinbruche nordwestlich von der Zementfabrik Aseri.

Oolithen-Zone und in der Kunda-Stufe schwankt der SiO₂- und Al₂O₃-Gehalt zwischen 13—19⁰/₀, in dem oberen Teile der Oolithen-Zone sinkt der SiO₂- und Al₂O₃-Gehalt und in den hangenden Zonen schwankt er zwischen 7 und 10⁰/₀.

In allen drei Analysen (die Kupffer'sche mitgerechnet) zeigt der MgO-Gehalt regelmässige Schwankungen. In der Kunda-Stufe und in der Baukalkstein-Zone ist der MgO-Gehalt grösser als in der Oolithen- und Echinosphaerites-Zone. Solche regelmässige Schwankungen des MgO-Gehaltes sind bisher nur bei den Kalksteinen aus dem westlichen Teile des untersuchten Gebietes nachgewiesen worden. Die in dem östlichen Teile des Gebietes vorherrschenden dolomitischen Kalksteine hat man bisher nicht analysiert, doch scheint es wahrscheinlich zu sein, dass der MgO-Gehalt in diesen Kalksteinen keine derartigen regelmässigen Schwankungen zeigt.

Auch der Fe_2O_3 -Gehalt der Kalksteine unterliegt Schwankungen. Der Fe_2O_3 -Gehalt ist abhängig von der Zahl der in den Kalksteinen vorhandenen Oolithen. Eine Analyse der Oolithen aus der Aseri-Stufe fehlt bisher; die Oolithen der Kunda-Stufe (der „unteren Linsenschicht“) bestehen nach Kupfer's Analysen aus Fe_2O_3 - und $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ -haltigem Ton, welche Zusammensetzung auch für die Oolithen der Aseri-Stufe als richtig angenommen werden kann. Den grössten Fe_2O_3 -Gehalt findet man in der oolithenführenden Aseri-Stufe; in der Kunda-Stufe und Baukalkstein-Zone, wo die Oolithen fehlen, fällt der Fe_2O_3 -Gehalt. Das beobachtete Verhältnis des MgO - und Fe_2O_3 -Gehaltes in den Kalksteinen ist nur ein zufälliges und hängt mit der Entstehung des Gesteins nicht zusammen. Wenn im westlichen Teile des untersuchten Gebietes bei einer Steigerung des MgO -Gehaltes der Kalksteine eine Verminderung des Fe_2O_3 -Gehaltes beobachtet wird, so ist in dem im östlichen Teile verbreiteten dolomitischen Kalksteine, mit grossem MgO -Gehalt, auch der Fe_2O_3 -Gehalt als hoch anzunehmen, weil diese Schichten reichlich Oolithen enthalten.

Über die Mikrostruktur der Kalksteine der Aseri- und der Tallinna-Stufe.

Eine genauere mikroskopische Untersuchung der Gesteine der Aseri- und der Tallinna-Stufe hat L'agorio (10) durchgeführt, da er aber die stratigraphische Einteilung Schmidt's vom Jahre 1858 benutzte, so tragen die Beschreibungen der beobachteten Gesteinsstrukturen einen allgemeinen Charakter. Wie es schon aus der makroskopischen Beschreibung der Kalksteine der Aseri- und der Tallinna-Stufe hervorging, zeigen diese Kalksteine bedeutende strukturelle Unterschiede, was noch durch folgende Beobachtungen bekräftigt wird.

Besonderes Interesse bieten die im Kalkstein der Aseri-Stufe vorhandenen Oolithen, welche in der Literatur nur als „Linsen“ erscheinen. Allein bei Lindenbein (11) findet man die Bezeichnung „Oolithen“. Die Benennung „Linsen“ haben die grösstenteils konzentrisch-schalig gebauten, aus Fe_2O_3 bestehenden Gebilde ihrer linsenähnlichen Gestalt zu verdanken. In der „unteren Linsenschicht“ findet man wohl sehr oft linsenförmige Gebilde, aber in der Aseri-Stufe ist die Linsenform nur

selten zu finden und es herrscht eine unregelmässige Form. Die früheren und auch des Verfassers Untersuchungen haben gezeigt, dass die Struktur der „Linsen“ mit der Struktur der Oolithen aus anderen Formationen und Gegenden übereinstimmt und dass die Entstehung derselben im allgemeinen die gleiche sein müsste. Da die Benennung „Oolithen“ eine allgemein angenommene und charakteristische ist, die Benennung „Linsen“ aber nur ein historisches Interesse beansprucht, so wird in dieser Arbeit die Benennung „Oolithen“ gebraucht.

Schmidt (3) hat die Oolithen früher für die Kerne von kleinen Leperditien gehalten und daher von Leperditien-schicht gesprochen. Bock (12) weist zuerst nach, dass diese vermeintlichen Leperditien konzentrisch-schalige Toneisenstein-Oolithen sind, was später von Lagorio (10) ausführlicher dargelegt wurde. Zu Lagorios Beschreibung der Oolithen muss man bemerken, dass er nur die Oolithen der Kunda-Stufe untersucht hat, nicht aber die Oolithen der Aseri-Stufe.

Da die Oolithen hauptsächlich aus Fe_2O_3 bestehen, so sind sie durch schwache Säuren von dem Einbettungsmateriale (CaCO_3 und MgCO_3 , CaCO_3) leicht zu befreien. Ein kleiner Haufen so befreiter Oolithen ist den Geröllen der Strandwälle sehr ähnlich: es sind Oolithen von verschiedener Grösse (die grössten bis 0.5 mm) und verschiedener Form, teils mit matter, teils mit glatter, sogar mit glänzender Oberfläche. Die Oolithen der Oolithen-Zone sind grösstenteils von unregelmässiger Gestalt, die Oolithen des Cephalopodenkalkes der Echinosphärites-Zone häufiger von einem linsenförmigen Aussehen. Im Dünnschliff zeigen die Oolithen einen konzentrisch-schaligen Bau. Man findet öfters Oolithen, bei welchen nur 2—3 Schalenschichten vorhanden sind, das Innere aber mit brauner, lockerer Masse gefüllt ist, welche von Lagorio als Fucoidenbildung angesehen wird. Es ist wahrscheinlich, dass die kleinen Organismen das Zentrum der Oolithen bildeten, aber auch anorganische Bildungen konnten als Mittelpunkt dienen, um welchen Fe_2O_3 sich sammelte, besonders bei Oolithen mit schön ausgebildetem konzentrisch-schaligem Bau.

Das Fe_2O_3 -Vorkommen in der Aseri-Stufe beschränkt sich nicht nur auf Oolithen. In dem mit schwachen Säuren aus der Grundmasse befreiten Rückstände findet man öfters eine grosse Menge mit Fe_2O_3 imprägnierter Organismenreste. Besonders

schön erhalten ist eine unbestimmte *Pleurotomaria* von 0.4 mm Durchmesser. Sie kommt am häufigsten in der Oolithen-Zone vor, aber auch in höherem Niveau ist sie zu finden. Reichlich vertreten sind auch die Stielglieder der *Crinoidea*. Auch einen kleinen Hyolithen und einen Ostracoden gelang es zu beobachten.

Ein besonderes Interesse bieten die problematischen Gebilde, welche von Lagorio (10) als Polypiden angesprochen werden. Es sind dies kleine Gebilde von unregelmässiger Gestalt mit einem Durchmesser bis 0.5 mm. Auf der Oberfläche zeigen besser erhaltene Exemplare eine polygonale Einteilung, welche viel Gemeinsames mit der Oberfläche der Bryozoen (*Diplotrypa*) hat. In Dünnschliffen zeigen diese Gebilde eine radialstrahlige Struktur. Bei stärkerer Vergrösserung ist aber keine genauere Struktur zu beobachten, und weil eine grosse Menge dieser Gebilde keine regelmässige Struktur ausser der Gitterstruktur zeigt, so ist die Bestimmung bisher nicht gelungen und man ist genötigt, sie als *Problematica* zu betrachten. Diese *Problematica* sind nicht nur durch Fe_2O_3 , nach Lagorio durch Bitumen, braun gefärbt, sondern sie können auch aus reinem Kalk bestehen.

Ausser Fe_2O_3 -Oolithen findet man im Hangenden der Echinospaerites-Zone noch weisse, spröde, 0.5 mm grosse $CaCO_3$ -Oolithen von linsenähnlicher Form; zum Teil kommen sie mit Fe_2O_3 -Oolithen zusammen vor und enthalten öfters in ihrem Inneren einen kleinen Fe_2O_3 -Oolithen.

Unter dem Mikroskop sieht man angeblich, dass der Kalkstein der Aseri-Stufe aus lauter Versteinerungstrümmern besteht, der Kalkstein der Tallinna-Stufe aber aus kristalliner Substanz zusammengesetzt ist. Raymond (5) hat diesen Unterschied zwischen den beiden Kalksteinen besonders unterstrichen und als Unterscheidungsmerkmal beider Stufen angenommen. Doch zeigen neu vorgenommene Untersuchungen, dass der genannte Unterschied zwischen den beiden Kalksteinen keinen absoluten Wert hat.

Es wurde aus zwei Profilen der Aseri- und der Tallinna-Stufe eine ganze Reihe voneinander abweichender Kalksteine im Dünnschliff untersucht. Dasselbe geschah auch mit Kalksteinproben aus anderen Aufschlüssen der genannten Stufen.

Die Kalksteine aus dem Ojaküla-Steinbruch zeigen folgende Struktur: der Kalkstein in der Nähe der Grenze der Echinospaerites- und der Baukalkstein-Zone besteht hauptsächlich aus Versteinerungstrümmern; die kleinen $CaCO_3$ -Kristalle sind häufig,

die grösseren $MgCO_3$, $CaCO_3$ -Kristalle sehr selten zu finden. Erst rund 3.00 m oberhalb der genannten Grenze vergrössert sich die Zahl der Kristalle, und in einer Entfernung von 4.30 m von der Grenze waren Versteinerungstrümmer noch vorhanden. In der Echinospaerites-Zone bestehen die untersten Kalksteinschichten (0.70 m) nur aus Versteinerungstrümmern, aber im unteren Teile des Cephalopodenkalkes findet man schon einzelne Kristalle, im oberen Teile ist die Zahl derselben schon gross. Es sei noch erwähnt, dass in den oberen Schichten der Kunda-Stufe bei Ojaküla sowohl kleine als grosse Kristalle vorkommen, ausserdem findet man auch Glaukonitkörner.

Die Dünnschliffe der Kalksteine aus Vaivaru-Põrguhauamägi zeigten folgendes Bild: der Kalkstein der Oolithenzone besteht aus Versteinerungstrümmern, und es kommen nur einzelne Kristalle vor. In dem Cephalopodenkalk vergrössert sich die Zahl der Kristalle, sie können aber auch fehlen. 2.50 m von dem Liegendem der Tallinna-Stufe ist die Zahl der Kristalle noch grösser, Versteinerungstrümmer findet man weniger; noch 2.50 m höher findet man Versteinerungstrümmer, nur in geringer Menge: Kristalle herrschen vor.

Der dolomitische Kalkstein der Echinospaerites-Zone aus Sundja besteht nur aus kristallinischer Substanz.

Der Kalkstein der Caryocystites-Zone von Purtse-Kõrgekallas besteht grösstenteils aus Versteinerungstrümmern und nur wenigen Kristallen.

Zusammenfassend kann man sagen, dass die unteren Kalksteinschichten der Aseri-Stufe hauptsächlich aus Versteinerungstrümmern bestehen, die oberen Schichten dagegen eine recht beträchtliche Menge von Kristallen enthalten. In der Tallinna-Stufe vergrössert sich die Zahl der Kristalle, und rund 4 m von dem Liegenden der Stufe findet man hauptsächlich nur kristalline Substanz. In der oberen Zone der Stufe vergrössert sich wiederum die Menge der Versteinerungstrümmer. Solch eine Veränderung des mikroskopischen Aufbaues der Gesteine beobachtet man nur in dem westlichen Teile des untersuchten Gebietes: bei den Gesteinen des östlichen Teiles findet man eine vollständig kristalline Struktur schon in der Echinospaerites-Zone.

Die Kristalle sind grösstenteils als Rhomben ausgebildet und von verschiedener Grösse: die kleineren, von einem Durch-

messer von 0.12 mm, bestehen aus Kalziumkarbonat, die grösseren dagegen, von einem Durchmesser von 0.24 mm, aus Kalkmagnesiakarbonat, was auch Raymond (5) beobachtet hat. In Dünnschliffen der Kalksteine aus Vaivaru-Põrguhauamägi haben die Rhomben, besonders die kleinen, ein braunes Zentrum, das von Lindenbein (11) als *Gloeocapsamorpha prisca* Zal. angesehen wird. Auch konnte man bei einer grossen Zahl der grösseren Rhomben, welche die kleineren Rhomben umschliessen, beobachten, dass die Grenze zwischen beiden Rhomben von einer brauner Substanz gebildet wird.

Fallen und Streichen.

Bisher hat man allgemein ein Fallen der Kalksteine des Unter-Ordoviciums nach Süden mit einer kleinen Abweichung nach Westen angenommen (13). Die durchschnittliche Grösse des Fallens wird auf 15' geschätzt, bei Narva sogar auf 6'. Die Kalksteine streichen in West-Ost-Richtung.

Nach der topographischen Karte ist die absolute Grenzhöhe der Kunda-Aseri-Stufe im Westen von Nord-Virumaa grösser als im Osten: man findet sie bei Ojaküla 50 m, bei Koila 43 m, am Purtse-Fluss 38 m, am Aluoja-Bach 36 m, bei Pimestiku 29 m und bei Narva-Joaoru 19 m über dem Meeresspiegel, was auf einer Strecke von rund 100 km 30 m Fallen nach Osten ausmacht. Besonders scharf sieht man das östliche Fallen am Glint bei Päite, wo eine Nivellierung vorgenommen wurde. Der Anfang der Nivellierung war am Glint bei den südlich vom Glint liegenden Vaivinaschen Gesinden, und sie endete am Glint, 2916 m östlicher, unweit des 42.4 m - Triangulationspunktes. Als Nivellierungsfläche wurde anfangs die Grenze der Kunda-Aseri-Stufe benutzt, später die Grenze der Oolithen- und Echinospaerites-Zone. Vom Westen an zeigten die ersten 568 m ein westliches Fallen von 5'23", die folgenden 480 m / 3'35", 400 m / 0', 270 m / 31'28", 392 m / 17'12", 290 / 1'26" und 516 m / 3'2" östlichen Fallens. Diese Nivellierung zeigte nicht nur das Vorhandensein des östlichen Fallens, sondern auch das Vorkommen kleinerer Schwankungen im Fallen, die auch an einigen anderen Stellen festgestellt wurden. In dem östlichen Teile des Steinbruches bei Aseri sieht man eine kleine W-O-streichende Mulde, am

linken Ufer des Purtse-Flusses gelang es beim Nivellieren einen NO-SW-streichenden Sattel feststellen. Bei grösseren Nivellierungen beobachtet man immer ein einheitliches Fallen. So ergab die Nivellierung vom Ohaku-Fluss, unterhalb des Wasserfalles, bis zum Purtse-Körgekallas ein SO-Fallen von $15'30''$. Eine von A. Tamme kann vorgenommene Nivellierung vom Glint bei Ahtsama laug (westlich von Toila) bis zum Aluoja-Bach ergab ein SO-Fallen von $19'57''$, wobei als Nivellierungsfläche die Grenze der Paldiski- und der Kunda-Stufe benutzt wurde.

Die obigen Bestimmungen sind insoweit unvollständig, als sie nur die relative Grösse und die relative Fallrichtung angeben, was auch selbstverständlich ist: es ist ja unmöglich, bei solchen kleinen Fallwinkeln, wie die oben angeführten, die Nivellierungslinie nach dem grössten, d. i. nach dem absoluten Fallen zu wählen. In zwei Fällen, wo eine Schicht auf drei Punkten von verschiedener Meereshöhe aufgeschlossen war, wurde das absolute Fallen nach den Nivellierungsergebnissen trigonometrisch berechnet.

Am Sötke-Fluss wurde die absolute Grösse und die Richtung des Fallens, auch das Streichen der Schichten, durch das Nivellieren der Grenze der Oolithen- und der Echinospaerites-Zone bestimmt. Die bei der Berechnung notwendigen Dreieckspunkte waren: 1. Langevoja-Bach, 2. rechtes Ufer des Sötke-Flusses bei der Lehtmets-Mühle und 3. rechtes Ufer des Sötke-Flusses bei dem Gesinde Rutof. Zwischen dem Langevoja-Bach und Rutof (616 m) ist die Grösse des Fallens $10'40''$, zwischen der Lehtmets-Mühle und Rutof (428 m) $20'52''$.

Der absolute Fallwinkel wurde berechnet nach der Formel:

$$\operatorname{tg} \varepsilon = \frac{\sqrt{\operatorname{tg}^2 \alpha + \operatorname{tg}^2 \beta - 2 \operatorname{tg} \alpha \operatorname{tg} \beta \cos \gamma}}{\sin \gamma};$$

die absolute Fallrichtung wurde berechnet nach der Formel:

$$\cos \varrho = \frac{\operatorname{tg} \alpha \cdot \sin \gamma}{\sqrt{\operatorname{tg}^2 \alpha + \operatorname{tg}^2 \beta - 2 \operatorname{tg} \alpha \operatorname{tg} \beta \cos \gamma}}$$

In den Formeln bedeutet: α , β — die bei der Nivellierung festgestellten Fallwinkel, γ — den Winkel zwischen den festgestellten Fallrichtungen, im gegebenen Falle 35° , ε — den gesuchten Fallwinkel und ϱ — die gesuchte Fallrichtung. Im gegebenen Falle ist $\varepsilon = 23'42''$ und $\varrho = S 15^\circ W$, das Streichen der Schichten — $N 75^\circ W - S 75^\circ O$. Die festgestellte Fallrichtung muss als eine

lokale angesehen werden; eine für das ganze Nord-Virumaa geltende Fallrichtung ergibt sich aus der Berechnung des Fallens am Pühajögi-Fluss. Die bei der Berechnung des Fallens benutzten Dreieckspunkte waren: 1. alter Steinbruch am linken Ufer des Pühajögi-Flusses, 2. Aluoja-Bach, 3. alter Steinbruch östlich vom Schlosse Oru. Als Nievellierungsfläche wurde die Grenze der Paldiski- und der Kunda-Stufe benutzt. Zwischen den Punkten 1 und 2 (1125 m) ist der Fallwinkel $19'57''$, zwischen den Punkten 3 und 2 (1750 m) $16'7''$, der Winkel zwischen beiden Fallrichtungen ist 40° . Beim Berechnen ergab sich ein absoluter Fallwinkel von $19'59''$, eine absolute Fallrichtung nach $S 20^\circ O$ und ein Streichen der Schichten $S 70^\circ W - N 70^\circ O$.

Die Aufschlüsse des Unter-Ordoviciums in Nord-Virumaa.

Ausser den stratigraphischen Arbeiten in Nord-Virumaa wurden möglichst viele Aufschlüsse untersucht, um ein klares Bild über den Ausstrich der Stufen des Unter-Ordoviciums zu erhalten. Dabei wurden die topographischen Karten 1:21000 benutzt, auf welchen die Höhenlinien teils nach je zwei Faden, teils auch nach je einem Faden (= 2.134 m) aufgetragen sind. Die beigelegte Karte 2 ist nach topographischen Karten zusammengestellt, dabei vereinfacht und etwa 30 mal verkleinert. So sind die Ausstriche der Pakerordi-, der Paldiski- und der Kunda-Stufe zusammen dargestellt, und nur die Ausstriche der Zonen der Aseri- und der Tallinna-Stufe sind besonders eingetragen.

Die Zahl der Aufschlüsse in Nord-Virumaa ist recht gross. Am häufigstem findet man sie am Glint, an den Ufern der Flüsse und in Steinbrüchen. Im folgenden werden die Aufschlüsse, welche bei der Kartierung benutzt wurden, aufgezählt. Um Raum zu sparen, werden die Stufen und Zonen des Unter-Ordoviciums mit Buchstaben bezeichnet: Pakerordi-Stufe = *a*, Paldiski-Stufe = *b*, Kunda-Stufe = *c*, Oolithen-Zone = *d*, Echinospaerites-Zone = *e*, Baukalkstein-Zone = *f*, Caryocystites-Zone = *g*. Die Aufschlüsse sind auf der Karte nummeriert und werden hier unter denselben Nummern aufgeführt.

Die Aufschlüsse findet man:

1. Im grossen Steinbruch der Zementfabrik Kunda beim Dorfe Ojaküla, 1 km westlich von der Eisenbahnlinie Rakvere-Kunda: $c - 1.30 + m$, $e - 1.66 m$, $f - 1.33 + m$.
2. Im alten Steinbruch der Zementfabrik Kunda bei Kunda-Aru, westlich von der Eisenbahnlinie Rakvere-Kunda: $f - 1.87 + m$.
3. Im alten Steinbruch der Zementfabrik Kunda bei Kunda-Aru, östlich von der Eisenbahnlinie Rakvere-Kunda: $f - 1.50 + m$.
4. Im Graben östlich von der Eisenbahnlinie Rakvere-Kunda, 1.5 km nördlich von Kunda-Aru: $e -$.
5. An beiden Seiten der Eisenbahnlinie Rakvere-Kunda, 2.5 km nördlich von Kunda-Aru: $c -$.
6. An den Ufern des Sämi-Flusses bei der Zementfabrik Kunda: Fucoidensandstein, Eophyton-Sandstein und Blauer Ton; letzterer ist in der nahe liegenden Tongrube aufgeschlossen.
7. Im alten Steinbruch an der Kalksteinterrasse bei Kunda-liemägi, 1 km östlich von der Zementfabrik Kunda: $c - 3.80 + m$.
8. In dem kleinen Steinbruch beim Dorfe Iila, südlich von dem Kunda-Nigula'schen Wege, etwa 1.5 km südöstlich vom Gute Malla: $f - 1.50 + m$.
9. Im Steinbruch Vasta nördlich vom Nigula-Kalvi'schen Wege, 1.5 km nordöstlich vom Dorfe Nigula: $f - 1.50 + m$.
10. An den Ufern eines kleinen Baches am rechten Ufer des Pada-Flusses, südlich von der Tallinna-Narva-Poststrasse: $b -$, $c -$.
11. An den beiden Ufern des Pada-Flusses beim Gute Samma: $c -$.
12. An den Ufern des kleinen Baches beim Dorfe Koila: $b -$, $c -$, $d -$.
13. In dem Steinbruch Koila, 1 km südlich vom Dorfe: $f - 1.20 + m$.
14. Auf einem Wege im Park von Kalvi: $e -$.
15. Am Glint, 1.2 km östlich vom Gute Kalvi: $\bar{e} -$.
16. Am Glint bei Kalvi, wo der aus dem Dorfe Aseri kommende Weg den Glint erreicht: $b -$, $c -$, $d + e - 500 + m$.
17. Im Steinbruch der Zementfabrik Aseri am Glint, 2.5 km

- nordwestlich von der Fabrik: $a - 4.30$ m, $b -$, $c - 4.60$ m, $d - 1.80$ m, $e - 2.53$ m, $f - 2.18 +$ m.
18. An der Terrasse zwischen Raudna und Koogu: einige Aufschlüsse der f -Zone.
 19. An der Eisenbahnlinie Sonda-Aseri, südlich von der Tallinna-Narva'schen Poststrasse: $f - 2.00 +$ m.
 20. In dem Steinbruch Rannaküla, 0.5 km südlich von der Poststrasse, östlich von der Eisenbahnlinie Sonda-Aseri: $f - 2.80 +$ m.
 21. An der Terrasse beim Dorfe Suur-Kõrgküla auf zwei Stellen: $e - 2.00 +$ m.
 22. An der Terrasse beim Dorfe Väike-Kõrgküla: $d - 0.60 +$ m, $e - 1.40 +$ m.
 23. Im Bette des Sõride-Baches, nördlich von der Poststrasse: $a -$, $b -$, $c -$, $d -$.
 24. An dem linken Steilufer des Purtse-Flusses, gegenüber der Napa-Mühle: $b - 2.40 +$ m, $c - 2.00 +$ m.
 25. An dem linken Steilufer des Purtse-Flusses zwischen dem Gesinde Kääniku und der Napa-Mühle: $b - 1.60 +$ m, $c - 4.30$ m, $d - 1.80 ?$ m, $e - 3.00 +$ m.
 26. An dem linken Steilufer des Purtse-Flusses gegenüber der Kallikorm-Mühle: $d - 1.80 +$ m, $e - 1.27 +$ m.
 27. An dem linken Steilufer des Purtse-Flusses nördlich vom Dorfe Lügänuše: $d - 1.46 +$ m, $e - 2.36 +$ m.
 28. An dem rechten Steilufer oberhalb des vorigen Aufschlusses: $d - 1.20 +$ m, $e - 1.80 +$ m.
 29. In dem Steinbruch Lügänuše, nördlich vom Dorfe: $f - 1.60 +$ m.
 30. In dem alten Steinbruch nordöstlich vom Dorfe Lügänuše-Matka: $f - 0.80 +$ m.
 31. In dem Steinbruch südlich vom Dorfe Ärra-Matka: $f - 1.54 +$ m.
 32. An den Ufern des Koljala-Flusses beim Dorfe Koljala: $g -$, 32-a — Kukruse-Stufe.
 33. An den Ufern des Uuemõisa-Flusses vom Dorfe Uuemõisa bis zur Mündung des Koljala-Flusses: $g -$, 33-a — Kukruse-Stufe.
 34. In dem Abflusskanal des Brandschiefergrabens Sala, etwa 1 km südlich des Uuemõisa-Flusses: die Grenze der g -Zone und der Kukruse-Stufe.

35. An den Ufern und im Bette des unterirdischen Flusses Ohaku, unterhalb des Gutes Erras: g —.
36. An den Ufern des Ohaku-Flusses von dem Wasserfall bis zur Mündung in den Purtse-Fluss bei Lügänuuse: f — 3.50 + m, g — 1.12 + m.
37. An dem linken Ufer des Purtse-Flusses hinter dem Garten des Gutes Püssi: g —.
38. An den Ufern des Roodo-Flusses von dem Pastorat Lügänuuse bis zur Riege des Gutes Püssi: g —.
39. An den Steilufern des Purtse-Flusses zwischen Kõrgekallas, etwa 1 km südwestlich vom Gute Püssi, bis zur Eisenbahnbrücke: g — 1.50 + m.
40. An dem linken Ufer des Purtse-Flusses gegenüber dem Dorfe Lohkuse: Kukruse-Stufe.
41. In einem Brunnen 0.5 km südwestlich vom Gute Jabara: f —.
42. In dem Steinbruch östlich von dem zum Gute Saka führenden Wege: f — 0.30 + m.
43. Am Glint bei Ontika, 1.00 km nordöstlich vom Gute Saka: d — 0.75 + m.
44. Am Glint 0.5 km östlich von der vorigen Stelle: d — 0.50 + m.
45. Am Glint, wo der Weg aus dem Dorfe Saka den Glint erreicht: d — 2.25 + m.
46. In dem westlichen Steinbruch am Glint bei Saka: e — 1.90 + m.
47. In dem östlichen Steinbruch am Glint bei Saka: e — 0.10 + m, f — 1.75 + m.
48. Am Glint bei Ontika-laug (= Fusspfad): $c + d$ — 6.90 m, e — 0.24 + m.
49. In dem Steinbruch am Glint bei Valaste-Suurkraav: d — 1.50 + m.
50. In dem Steinbruch am Glint beim Dorfe Valaste: e — 2.50 + m.
51. In dem Steinbruch am Glint, etwa 1.0 km nordwestlich vom Gute Toila: e — 2.50 + m.
52. In dem Steinbruch am Glint, etwa 1.0 km nordöstlich vom Gute Toila: c — 1.60 + m.
53. In dem Steinbruch am Glint, 1.0 km östlich vom vorigen Steinbruch: e — 1.70 + m.

54. In den Steinbrüchen am Glint, etwa 1.0 km westlich von Martsa: $e - 2.70 + m$.
55. In dem Steinbruch am Glint bei Martsa: $f - 2.00 + m$.
56. Am Glint bei Sivadi-laug: $a - 5.43 + m$, $b - 2.70 + m$.
57. Am Glint bei Kontsa-laug, unweit vom Dorfe Toila: $b - 4.03 m$, $c - 3.60 + m$.
58. Im alten Steinbruch am linken Ufer des Pühajõe-Flusses: $b -$, $c - 3.12 + m$.
59. In dem Steinbruch 1.0 km südlich vom Dorfe Toila, westlich vom Jõhvi-Toila'schen Wege: $f - 2.50 + m$.
60. An den Ufern des Aluoja-Baches: $a -$, $b - 4.25 m$, $c - 3.40 m$, $d - 2.00 m$, $e - 1.25 + m$.
61. An dem linken Ufer des Pühajõe-Flusses bei der Lagedi-Mühle: $c - 1.80 + m$, $d - 1.00 + m$.
62. In einem alten Steinbruch am Glint, östlich vom Schlosse Oru: $b - 0.50 + m$, $c - 1.00 + m$.
63. In den Steinbrüchen am Glint zwischen Oru und Voka: $e - 1.80 + m$.
64. Am Glint, 0.7 km nordwestlich vom Gute Voka: $c - 1.50 + m$.
65. An den Ufern des Künnapää-Baches, nördlich von der Poststrasse: $b -$, $c -$.
66. In dem Steinbruch Künnapää am Glint, nordwestlich von der Poststrasse: $b - 3.70 m$, etwas östlicher: $c - 2.30 + m$.
67. Am Glint, wo der Weg aus dem Dorfe Päite die Poststrasse erreicht: $c - 3.40 m$.
68. Am Glint bei Päite an mehreren Stellen: $d -$, $e -$.
69. In dem Steinbruch beim Dorfe Päite: $f - 0.50 + m$.
70. In dem Steinbruch 1.0 km westlich vom Dorfe Päite, nördlich vom Päite-Konju'schen Wege: $f - 0.50 + m$.
71. Am Wege Sillamäe-Sõtke, nördlich vom nach dem Gute Türsamäe führenden Wege: $d -$, $e -$.
72. Im Bette eines Baches, etwa 300 m südlich von der vorigen Stelle: $e -$.
73. Im Steinbruch auf dem Felde, 0.5 km westlich vom Türsamäe-Sõtke'schen Wege: $f - 0.50 + m$.
74. In dem Bette des Langevoja-Baches, 2.0 km nördlich von der Tallinna-Narva'schen Eisenbahnlinie: $a - 3.10 + m$, $b - 4.30 m$, $c - 3.43 m$, $d - 1.65 + m$.
75. An dem rechten Steilufer des Sõtke-Flusses bei der Leht-

- mets-Mühle: $a - 1.75 + m$, $b - 3.20 m$, $c - 3.65 m$,
 $d - 2.15 m$, $e - 0.80 + m$.
76. An den beiden Steilufern des Sõtke-Flusses bei dem Gesinde Rutof: $c - 0.50 + m$, $d - 2.15 m$, $e - 2.85 m$,
 $f - 0.66 + m$.
77. Im Bette des Sõtke-Flusses oberhalb der Eisenbahnbrücke:
 $e -$, $f -$.
78. An der Terrasse bei Kannuka: $c -$.
79. In dem Steinbruch beim Dorfe Perjatsi, südlich von der Poststrasse: $e - 3.30 m$, $f - 1.50 + m$.
80. Im Bette des durch das Dorf Perjatsi fliessenden Baches in der Nähe der Poststrasse: $f -$.
81. In den Schützengräben am Glint bei Perjatsi: $b -$, $c -$.
82. Am Glint bei Pimestiku: $d - 2.00 m$.
83. In dem kleinen Steinbruch am Glint: $d -$, $e -$.
84. Am Glint bei Mummusaare: $e -$.
85. In den Schützengräben am Glint bei Mummusaare: $b - 0.40 + m$, $c - 1.30 + m$.
86. An den Ufern des Utria-Baches, nördlich von der Poststrasse: $e -$.
- 87*). Auf der Erhöhung westlich von dem Mummusaare-Vaivaru'schen Wege: $b -$, $c -$.
- 88*). Auf der Erhöhung in der Nähe des vom Gute Vaivaru nach Mummusaare führenden Weges: $d -$, $e -$.
89. In den Schützengräben südlich von Pimestiku: $e -$, $f -$.
- 90*). In der Festungsanlage vom Jahre 1704, 0.5 km nördlich von dem westlichen Vaivaru-Rücken: $c -$.
- 91*). In den Schützengräben etwas nördlich von dem westlichen Vaivaru-Rücken: $b -$.
- 92*). An dem nördlichen Gehänge des westlichen Vaivaru-Rückens: $e - 267 + m$, $f - 7.00 + m$.
- 93*). In den Schützengräben am südwestlichen Gehänge des mittleren Vaivaru-Rückens (=Põrguhauamägi): $b - 3.50 m$,
 $c - 4.20 m$, $d - 2.55 m$, $e - 3.74 m$, $f - 2.50 + m$.
- 94*). An dem südlichen Gehänge des Põrguhauamägi: $f -$.
- 95*). An dem nordöstlichen Gehänge des Põrguhauamägi:
 Fucoiden-Sandstein.

*) Glazialschollen. Siehe Näheres über sie in der Arbeit K. Jaansoon-Orviku „Rändpangeseid Eestis“, mit deutschem Referat, Sitzungsberichte der Naturforscher-Gesellschaft bei der Universität Tartu, 1926, 1.

- 96*). In den Unterständen am nördlichen Gehänge des östlichen Vaivaru-Rückens: $e -$, $f -$.
97. Am Glint bei Utria: $c -$.
- 98*). Am Rücken bei Puhkuva, am rechten Ufer des Baches: $b - 2.00 + m$, $c - 4.85 + m$, $d - 1.00 + m$.
99. An der Terrasse nördlich vom Dorfe Puhkuva: $b - 2.00 + m$, $c - 1.46 + m$.
100. In dem alten Steinbruch bei Puhkuva nördlich vom Mereküla-Peetri'schen Wege: $e - 1.25 + m$.
101. In einem kleinen Tale nordöstlich von Puhkuva: Fucoiden-Sandstein, $a -$, $b - 2.70 + m$.
102. In dem alten Steinbruch nördlich von der Tallinna-Narva'schen Poststrasse: $f - 0.50 + m$.
- 103*). An der Poststrasse, 1.5 km nordöstlich vom Gute Laagna: $f -$.
104. In dem Steinbruch Peetri an der Poststrasse, 1.0 km westlich von Peetri: $e - 1.00 + m$.
105. An den Ufern des Tõrvajõe-Baches: $a - 1.85 + m$, $b - 4.16 m$, $c - 4.55 m$, $d - 1.88 + m$.
106. In den Gräben am Wege zwischen Vanaküla und Soldino: $e -$.
107. Im westlichen Teile des Dorfes Sundja, nördlich vom Wege: $e - 0.32 + m$.
108. In dem alten Steinbruch im Dorfe Sundja: $f - 0.45 + m$.
109. In den Steinbrüchen (2) zwischen Tõrvajõe und dem Gut Olgina, nördlich von der Poststrasse: $d - 0.50 + m$, $e - 1.00 + m$.
110. Am linkem Steilufer des Olgina-Baches, nördlich von der Poststrasse: $e - 1.60 + m$.
111. In dem Steinbruch Vanaküla, 0.7 km südlich vom Gute Olgina: $e - 0.50 + m$.
112. In den Steinbrüchen (2) zwischen Olgina und Mustajõe, nördlich von der Poststrasse: $e - 0.90 + m$.
113. Im Bette des Mustajõe-Baches, 0.5 km nördlich von der Poststrasse: $b -$, $c -$.
- 114*). An den Gehängen und im Bette des Mustajõe-Baches, etwas nördlich von der vorigen Stelle: $b -$, $c -$.
115. In dem Steinbruch Narva, im westlichen Teile der Stadt, nördlich von der Eisenbahnlinie: $e + f - 2.25 + m$. Auch in dem Steinbruche südlich von der Eisenbahnlinie findet man dieselben Schichten.

*) S. die Fussnote auf S. 37.

116. Am linken Steilufer des Narva-Flusses (Joaoru): Fucoiden-Sandstein, — 1.70 + m, a — 2.70 m, b — 3.90 + m, c — 4.41 m, d — 2.20 m, e — 0.20 + m.
117. In dem alten Steinbruch am rechten Ufer des Narva-Flusses, südlich von der Eisenbahnlinie: $e + f$ — 3.30 + m.
118. Im Kanal bei Kulgu: f — 1.00 + m.
119. In der Nähe des Gutes Leelenda nördlich vom Narva-Leelenda'schen Wege: c —.

Verzeichnis der angeführten Literatur.

1. H. Bekker. 1922. Ülevaade Eesti ordoviitsiumi ja siluuri kohta käiva-
test uurimistest. „Loodus“ 1922, nr. 3—4, Tartu.
2. R. J. Murchison, E. de Verneuil, A. v. Keyserling. 1845. Geology of Russia in Europe and the Ural Mountains. Vol. I. Geology, London. Vol. II. Paléontologie, Paris.
3. Fr. Schmidt. 1858. Untersuchungen über die silurische Formation von Estland, Nord-Livland und Oesel. Archiv f. Naturkunde Liv-, Est- u. Kurlands, Dorpat. I. Serie, II. Bd. p. 1—247.
4. — 1882. Revision der ostbaltischen silurischen Trilobiten. Lief. I: Allgemeine geognostische Übersicht. Mém. de l'Acad. St.-Pétersbourg. VII. Série, T. XXX. № 1.
5. P. E. Raymond. 1916. The Correlation of the Ordovician Strata of the Baltic Basin with those of Eastern North-America. Bull. Mus. Compar. Zool. at Harv. Coll. Vol. 56, № 3.
6. J. G. Granö. 1922. Eesti maastikulised üksused. „Loodus“ 1922. Tartu.
7. A. Tammekann. 1924. Koillis-Viron rannikkomaa. „Terra“ 1924.
8. H. Bekker. 1924. Mõned uued andmed Kukruse lademe stratigraafia-
st ja faunast. Geologia Instituudi toimetused. № 1. Tartu.
9. A. Kupffer. 1870. Über die chemische Constitution der baltisch-silurischen Schichten. Archiv f. Naturk. Liv-, Est- und Kurlands, Dorpat. I. Serie, V. Bd. p. 69—194.
10. A. Lagorio. 1876. Mikroskopische Analyse ostbaltischer Gebirgsarten. Archiv f. Naturk. Liv-, Est- u. Kurl., Dorpat. I. Ser., VIII. Bd. II. H.
11. H. A. R. Lindenbein. 1921. La Kuckersite. Etude d'un dépôt marin phytogène du Silurien inférieur d'Estonie. Archives des Sciences Physiques et Naturelles. 5-me Période, Vol. 3.
12. J. Bock. 1869. Geognostische Beschreibung des untersilurischen und devonischen Systems im Gouv. St.-Petersburg. Материалы для геологии Псков. I. p. 101—189.
13. H. Bekker. 1925. Lühike ülevaade Eesti geoloogiast. Äratrük koguteosest „Eesti“.
14. R. F. Hecker. 1923. Echinosphérites du système Silurien de Russie. Travaux du Musée Géologique et Minéralogique Pierre le Grand près l'Académie des Sciences de Russie. Tome IV. 1919—1923.

Verzeichnis der Ortsnamen.

Aluoja, Bach	Martsa	Rutof
Aseri (Asserin)	Mereküla (Merreküll)	Saka (Sackhof)
Auvere (Korf)	Mummusaare (Monplaisir)	Sala (Sall)
Iila	Mustajõe, Bach	Samma (Samm)
Jabara	Napa-Mühle	Selja (Selgs), Fluss
Jõhvi (Jewe)	Narva	Soldino (-na)
Kabala (Kappel)	Narva-Joaoru (Joa- chimstal)	Sonda
Kallikorm-Mühle	Narva-Jõesuu	Sundja
Kalvi (Pöddes)	(Hungerburg)	Suur-Kõrgküla
Kannuka	Nigula (Maholm)	Sõride, Bach
Kohtla (Kochtel)	Ohaku (Erras), Fluss	Sõtke, Fluss
Kohtla-Järwe	Ojaküla	Sämi (Kunda), Fluss
Koila (Koil)	Olgina	Tallinna (Reval)
Koljala, Fluss	Ontika	Toila
Konju (Raustfer)	Oru (Orro)	Tõrvajõe, Bach
Koogu (Kook)	Paasküla	Türsamäe (Türsel)
Kukruse (Kuckers)	Pada (Paddas)	Utria (Udrias)
Kulgu	Peetri	Uuemõisa, Fluss
Kunda	Perjatsi	Vaeküla (Wayküll)
Kunda-Aru (Kunda-Arro)	Pimestiku	Vaivaru
Künnapää	Puhkuva	Vaivaru-Põrgumäe
Kääniku (Känick)	Purtse, Fluss	Vaivina
Laagna (Lagena)	Purtse-Kõrgekallas	Valaste
Lagedi-Mühle	Pühajõgi, Fluss	Valaste-Suurkraav
Langevoja, Bach	Püssi (Neu-Isenhof)	Vanaküla
Leelenda	Päite	Vasta (Waschel)
Lehtmets-Mühle	Rakvere (Wesenberg)	Virumaa (Wierland)
Lohkuse	Rannaküla	Voka (Chudleigh)
Lüganuse (Luggenhusen)	Raudna	Väike-Kõrgküla
Lüganuse-Matka	Roodu (Kochtel), Fluss	Ärra (Erras)
Malla		Ärra-Matka.



Taf. I, Abb. 1. Linkes Ufer des Purtse-Flusses nördlich vom Dorfe Lügänuuse. Aufschluss der Oolithen-Zone: 1. Echinospaerites-Zone, 2. Dickbankiger Kalkstein mit Oolithen, 3. Dünn-schichtiger Kalkstein mit Mergel und Oolithen, 4. Dickbankiger Kalkstein mit vielen Oolithen, 5. Kunda-Stufe.
Verkleinert 200 X.



Taf. I, Abb. 2. Rechtes Ufer des Aluoja-Baches. Aufschluss der Oolithen-Zone. Zu unterscheiden sind in dieser Zone die mittleren, dünn-schichtigen Kalksteine mit Mergel, und die hangenden und liegenden dickbankigen Kalksteine. (Siehe



Taf. II, Abb. 1. Aufschluss der Oolithen- und der Echinospaerites-Zone am rechten Ufer des Purtse-Flusses, nördlich von dem Dorfe Lüganuse. ► Die Korrosionsfläche mit der hangenden und liegenden Kalksteinschicht, welche in allen entsprechenden Aufschlüssen hervortritt. Verkleinerung 40 > .



Taf. II, Abb. 2. Der grosse Steinbruch bei Ojaküla, unweit der Zementfabrik Kunda. Hier werden gebrochen die Kalksteine der Kunda-, Aseri- und Tallinna-Stufe, hauptsächlich aber der Aseri-Stufe.



Taf. III, Abb. 1. Steinbruch bei Ojaküla. Der Aufschluss der Aseri- und der Tallinna-Stufe.

Echinosphaerites- Zone (Aseri-Stufe)		Cephalopod- denkmal	1. Dichter Kalkstein mit Eisenoxyd-Adern (Tallinna-Stufe) 1,33 m
			2. Grauer Kalkstein mit Fe ₂ O ₃ - und CaCO ₃ -Oolithen . . . 0,17 "
			3. Diekbankiger grauer Kalkstein mit wenigen Oolithen . 0,24 "
			4. Diekbankiger dunkelgrauer Kalkstein mit vielen Oolithen 0,55 "
			5. Diekbankiger blaulichgrauer Kalkstein mit Echinosphaeriten 0,70 "

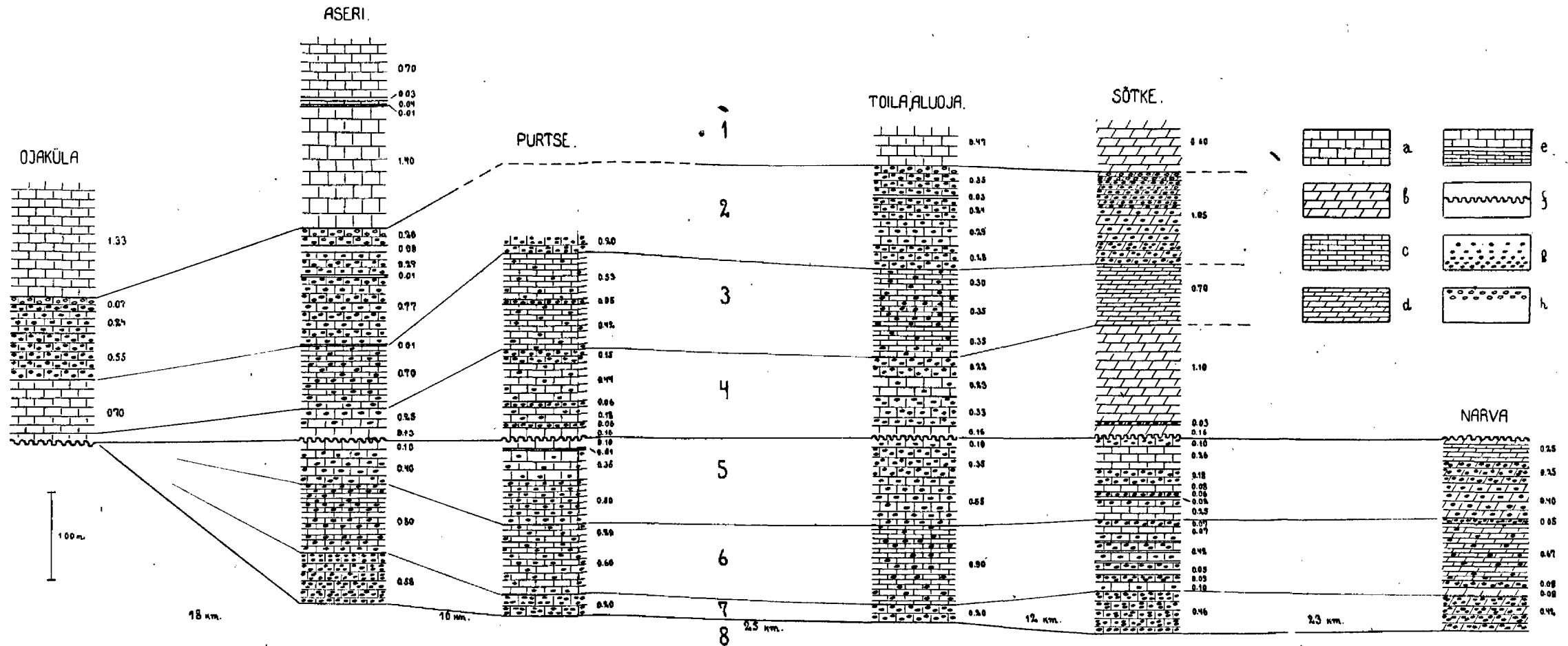
Verkleinerung 60 \times



Taf. III, Abb. 2. Stapel von gebrochenem Kalkstein der Baukalksteinzone im Lügans'schen Steinbruch. Die eisenoxydhaltigen vertikal gerichteten Adern sind als dunklere Streifen sichtbar. Verkleinerung 30 \times



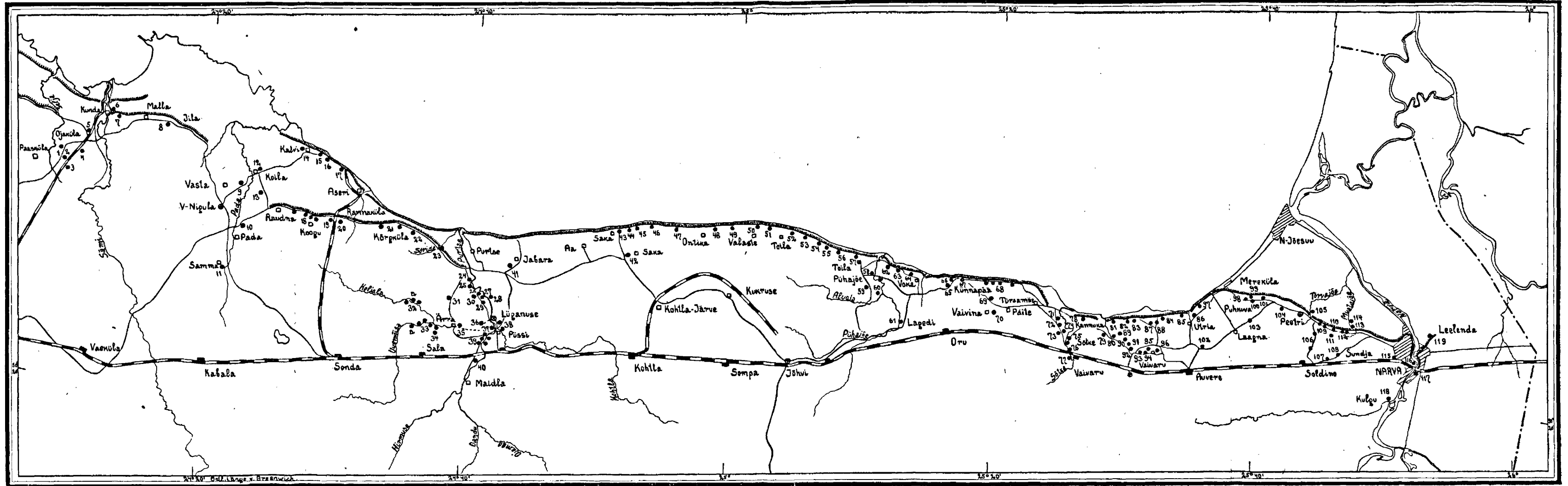
Taf. IV, Abb. 1. Purtsse-Kõrgekallas von Westen gesehen. Der Aufschluss der Caryocystites-Zone. → 0.07 m dicke dichte Kalksteinschicht zwischen zwei Mergelschichten. (Siehe Text, Seite 20). Verkleinerung 300 %.



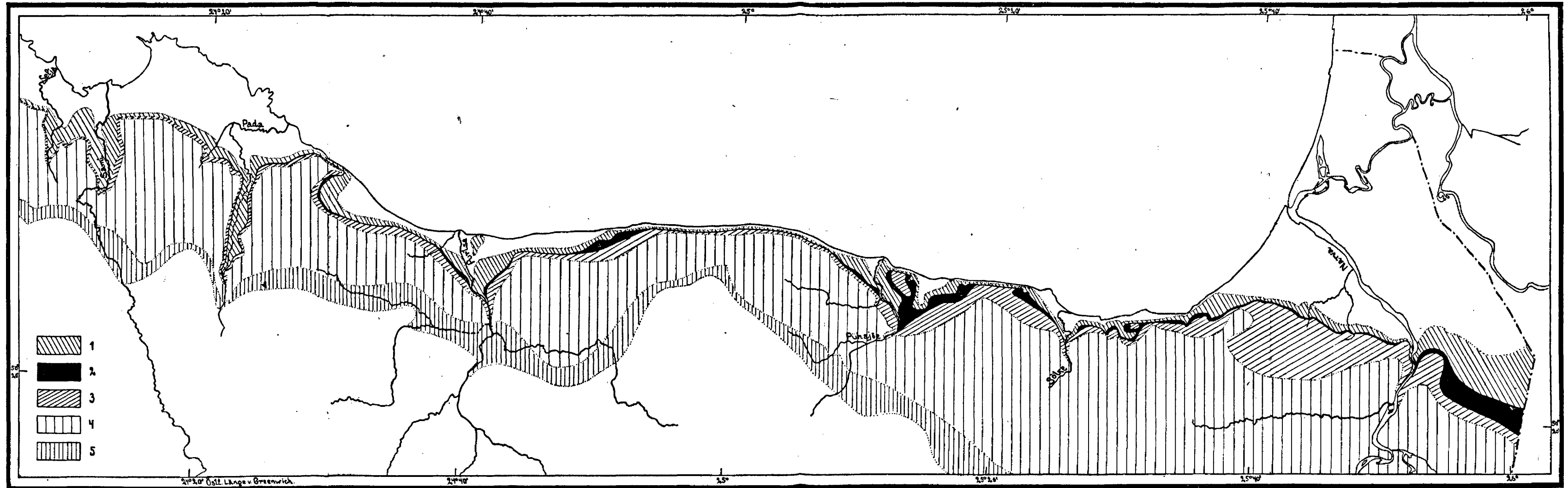
Die Profile der Aseri-Stufe zwischen Ojaküla und Narva.

- | | | |
|---|------------------------|----------------|
| 1. Baukalkstein-Zone (Tallinna-Stufe) | } Echinospaerites-Zone | } Aseri-Stufe. |
| 2. Cephalopodenkalk | | |
| 3. Kalkstein mit vielen Echinospaeriten | | |
| 4. Dickbankiger Kalkstein | | |
| 5. Dickbankiger Kalkstein | } Oolithen-Zone | |
| 6. Dünn-schichtiger Kalkstein mit Mergel | | |
| 7. Dickbankiger Kalkstein mit vielen Oolithen | | |
| 8. Kunda-Stufe | | |

- | |
|---|
| a. dickbankiger grauer Kalkstein. |
| b. dickbankiger bunter dolomitischer Kalkstein. |
| c. dünn-schichtiger grauer Kalkstein. |
| d. dünn-schichtiger bunter dolomitischer Kalkstein. |
| e. Mergel. |
| f. Korrosionsfläche. |
| g. Fe ₂ O ₃ -Oolithen. |
| h. CaCO ₃ -Oolithen. |



Karte der Aufschlüsse des Unter-Ordoviciums in Nord-Virumaa.
(Siehe Text, Seite 32.) Massstab: 1:600.000.



Geologische Karte von Nord-Virumaa.

- | | | |
|--|------------------|---------------------|
| 1. Pakerordi-, Paldiski- und Kunda-Stufe | } Aseri-Stufe | } Unter-Ordovicium. |
| 2. Oolithen-Zone | | |
| 3. Echnosphaerites-Zone | } Tallinna-Stufe | |
| 4. Baukalkstein-Zone | | |
| 5. Caryocystites-Zone | | |
- Die älteren und jüngeren Formationen sind auf der Karte weiss ausgespart.
Massstab: 1:800.000.

Eelmiste köidete sisu. — Contenu des volumes précédents.

A I (1921). **1.** A. Paldrock. Ein Beitrag zur Statistik der Geschlechtskrankheiten in Dorpat während der Jahre 1909—1918. — **2.** K. Väisälä. Verallgemeinerung des Begriffes der Dirichletschen Reihen. — **3.** C. Schlossmann. Hapete mõju kolloiidide peale ja selle tähtsus patoloogias. (L'action des acides sur les colloïdes et son rôle dans la pathologie.) — **4.** K. Regel. Statistische und physiognomische Studien an Wiesen. Ein Beitrag zur Methodik der Wiesenuntersuchung. — **5.** H. Reichenbach. Notes sur les microorganismes trouvés dans les pêches planctoniques des environs de Covda (gouv. d'Archangel) en été 1917. — **Misc.** F. Bucholtz. Der gegenwärtige Zustand des Botanischen Gartens zu Dorpat und Richtlinien für die Zukunft.

A II (1921). **1.** H. Bekker. The Kuckers Stage of the Ordovician Rocks of NE Estonia. — **2.** C. Schlossmann. Über die Darmspirochäten beim Menschen. — **3.** J. Letzmann. Die Höhe der Schneedecke im Ostbaltischen Gebiet. — **4.** H. Kaho. Neutraalsoolade mõjust ultramaximum-temperatuuri peale *Tradescantia zebrina* juures. (Über den Einfluss der Neutralsalze auf die Temperatur des Ultramaximums bei *Tradescantia zebrina*.)

A III (1922). **1.** J. Narbutt. Von den Kurven für die freie und die innere Energie bei Schmelz- und Umwandlungsvorgängen. — **2.** A. Томсонъ (A. Thomson). Значение аммонійныхъ солей для питанія высшихъ культурныхъ растений. (Der Wert der Ammonsalze für die Ernährung der höheren Kulturpflanzen.) — **3.** E. Blessig. Ophthalmologische Bibliographie Russlands 1870—1920. I. Hälfte (S. I—VII und 1—96). — **4.** A. Lüüs. Ein Beitrag zum Studium der Wirkung künstlicher Wildunger Helenenquellensalze auf die Diurese nierenkranker Kinder. — **5.** E. Öpik. A statistical method of counting shooting stars and its application to the Perseid shower of 1920. — **6.** P. N. Kogerman. The chemical composition of the Esthonian M.-Ordovician oil-bearing mineral „Kuckersite“. — **7.** M. Wittlich und S. Weshnjakow. Beitrag zur Kenntnis des estländischen Ölschiefers, genannt Kukkersit. — **Misc.** J. Letzmann. Die Trombe von Odenpäh am 10. Mai 1920.

A IV (1922). **1.** E. Blessig. Ophthalmologische Bibliographie Russlands 1870—1920. II. Hälfte (S. 97—188). — **2.** A. Valdes. Glükogeeni hulka vähendavate tegurite mõju üle südame spetsiifilise lihassüsteemi glükogeeni peale. (Über den Einfluss der die Glykogenmenge vermindernden Faktoren auf das Glykogen des spezifischen Muskelsystems des Herzens.) — **3.** E. Öpik. Notes on stellar statistics and stellar evolution. — **4.** H. Kaho. Raskemetallsoolade kihvtisusest taimeplasma kohta. (Über die Schwermetallgiftwirkung in bezug auf das Pflanzenplasma.) — **5.** J. Piiper und M. Härms. Der Kiefernkreuzschnabel der Insel Ösel *Loxia pityopsittacus estiae* subsp. nov. — **6.** L. Poska-Teiss. Zur Frage über die vielkernigen Zellen des einschichtigen Plattenepithels.

A V (1924). 1. E. Öpik. Photographic observations of the brightness of Neptune. Method and preliminary results. — 2. A. L ü ü s. Ergebnisse der Krüppelkinder-Statistik in Eesti. — 3. C. Sch l o s s m a n n. Culture in vitro des protozoaires de l'intestin humain. — 4. H. K a h o. Über die physiologische Wirkung der Neutralsalze auf das Pflanzenplasma. — 5. Y. K a u k o. Beiträge zur Kenntnis der Torfzersetzung und Vertorfung. — 6. A. T a m m e k a n n. Eesti diktioneema-kihi uurimine tema tekkimise, vanaduse ja levimise kohta. (Untersuchung des Dietyonema-Schiefers in Estland nach Entstehung, Alter und Verbreitung.) — 7. Y. K a u k o. Zur Bestimmung des Vertorfungsgrades. — 8. N. W e i d e r p a s s. Eesti piparmündi-õli (Oleum menthae esthicum). (Das estnische Pfefferminzöl.)

A VI (1924). 1. H. B e k k e r. Mõned uued andmed Kukruse lademe stratigraafia ja faunast. (Stratigraphical and paleontological supplements on the Kukruse stage of the Ordovician Rocks of Eesti (Estonia).) — 2. J. W i l i p. Experimentelle Studien über die Bestimmung von Isothermen und kritischen Konstanten. — 3. J. L e t z m a n n. Das Bewegungsfeld im Fuss einer fortschreitenden Wind- oder Wasserhose. — 4. H. S c u p i n. Die Grundlagen paläogeographischer Karten. — 5. E. Öpik. Photometric measures on the moon and the earth-shine. — 6. Y. K a u k o. Über die Vertorfungswärme. — 7. Y. K a u k o. Eigentümlichkeiten der H_2O - und CO_2 -Gehalte bei der unvollständigen Verbrennung. — 8. M. T i l z e n und Y. K a u k o. Die wirtschaftlichen Möglichkeiten der Anwendung von Spiritus als Brennstoff. — 9. M. W i t t l i c h. Beitrag zur Untersuchung des Öles aus estländischem Ölschiefer. — 10. J. W i l i p. Emergenzwinkel, Unstetigkeitsflächen, Laufzeit. — 11. H. S c u p i n. Zur Petroleumfrage in den baltischen Ländern. — 12. H. R i c h t e r. Zwei Grundgesetze (Funktion- und Strukturprinzip) der lebendigen Masse.

A VII (1925). 1. J. V i l m s. Köhreglükogeeni püsivusest mõnemesuguste glükogeeni vähendavate tegurite puhul. (Über die Stabilität des Knorpelglykogens unter verschiedenen das Glykogen zum Verschwinden bringenden Umständen.) — 2. E. B l e s s i g. Ophthalmologische Bibliographie Russlands 1870—1920. Nachtrag. — 3. O. K u r i k s. Trachoma Eestis (eriti Tartus) möödunud ajal ja praegu. (Das Trachom in Estland (insbesondere in Dorpat) einst und jetzt.) — 4. A. B r a n d t. Sexualität. Eine biologische Studie. — 5. M. H a l t e n b e r g e r. Gehört das Baltikum zu Ost-, Nord- oder zu Mitteleuropa? — 6. M. H a l t e n b e r g e r. Recent geographical work in Estonia.

A VIII (1925). 1. H. J a a k s o n. Sur certains types de systèmes d'équations linéaires à une infinité d'inconnues. Sur l'interpolation. — 2. K. F r i s c h. Die Temperaturabweichungen in Tartu (Dorpat) und ihre Bedeutung für die Witterungsprognose. — 3. O. K u r i k s. Muutused leprahaigete silmas Eesti leprosooriumide haigete läbivaatamise põhjal. (Die Lepra des Auges.) — 4. A. P a l d r o c k. Die Senzurreaktion und ihr praktischer Wert. — 5. A. Öpik. Beiträge zur Kenntnis der Kukruse- (C_2 -) Stufe in Eesti. I. — 6. M. W i t t l i c h. Einiges über den Schwefel im estländischen Ölschiefer (Kuker) ist

und dessen Verschmelungsprodukten. — 7. H. Kaho. Orientierende Versuche über die stimulierende Wirkung einiger Salze auf das Wachstum der Getreidepflanzen. I.

A IX (1926). 1. E. Krahn. Über Minimaleigenschaften der Kugel in drei und mehr Dimensionen. — 2. A. Mieler. Ein Beitrag zur Frage des Vorrückens des Peipus an der Embachmündung und auf der Peipusinsel Pirisaar in dem Zeitraum von 1682 bis 1900. — 3. M. Haltenberger. Der wirtschaftsgeographische Charakter der Städte der Republik Eesti. — 4. J. Rumma. Die Heimatforschung in Eesti. — 5. M. Haltenberger. Der Stand des Aufnahme- und Kartenwesens in Eesti. — 6. M. Haltenberger. Landeskunde von Eesti. I. — 7. A. Tammekann. Die Oberflächengestaltung des nord-ostestländischen Küstentafellandes. — 8. K. Frisch. Ein Versuch das Embachhochwasser im Frühling für Tartu (Dorpat) vorherzubestimmen.

A X (1926). 1. M. Haltenberger. Landeskunde von Eesti. II—III. — 2. H. Scupin. Alter und Herkunft der ostbaltischen Solquellen und ihre Bedeutung für die Frage nach dem Vorkommen von Steinsalz im baltischen Obersilur. — 3. Th. Lippmaa. Floristische Notizen aus dem Nord-Altai nebst Beschreibung einer neuen *Cardamine*-Art aus der Sektion *Dentaria*. — 4. Th. Lippmaa. Pigmenttypen bei Pteridophyta und Anthophyta. I. Allgemeiner Teil. — 5. E. Pipenberg. Eine städtemorphographische Skizze der estländischen Hafenstadt Pärnu (Pernau). — 6. E. Spohr. Über das Vorkommen von *Sium erectum* Huds. und *Lemna gibba* L. in Estland und über deren nordöstliche Verbreitungsgrenzen in Europa. — 7. J. Wilip. On new precision-seismographs.

B I (1921). 1. M. Vasmer. Studien zur albanesischen Wortforschung. I. — 2. A. v. Bulmerincq. Einleitung in das Buch des Propheten Maleachi. 1. — 3. M. Vasmer. Osteuropäische Ortsnamen. — 4. W. Anderson. Der Schwank von Kaiser und Abt bei den Minsker Juden. — 5. J. Bergman. Quaestiunculæ Horatianæ.

B II (1922). 1. J. Bergman. Aurelius Prudentius Clemens, der grösste christliche Dichter des Altertums. I. — 2. L. Kettunen. Lõunavepsa häälik-ajalugu. I. Konsonandid. (Südwepsische Lautgeschichte. I. Konsonantismus.) — 3. W. Wiget. Altgermanische Lautuntersuchungen.

B III (1922). 1. A. v. Bulmerincq. Einleitung in das Buch des Propheten Maleachi. 2. — 2. M. A. Курчинский (M. A. Kurtschinsky). Социальный законъ, случай и свобода. (Das soziale Gesetz, Zufall und Freiheit.) — 3. A. R. Cederberg. Die Erstlinge der estländischen Zeitungsliteratur. — 4. L. Kettunen. Lõunavepsa häälik-ajalugu. II. Vokaalid. (Südwepsische Lautgeschichte. II. Vokalismus.) — 5. E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. [I.] — 6. A. M. Tallgren. Zur Archäologie Eestis. I.

B IV (1923). 1. E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. II. — 2. A. v. Bulmerincq. Einleitung in das Buch des

Propheten Maleachi. 3. — 3. W. Anderson. Nordasiatische Flutsagen. — 4. A. M. Tallgren. L'ethnographie préhistorique de la Russie du nord et des États Baltiques du nord. — 5. R. Gutmann. Eine unklare Stelle in der Oxforder Handschrift des Rolandsliedes.

B V (1924). 1. H. Mutschmann. Milton's eyesight and the chronology of his works. — 2. A. Pridik. Mut-em-wija, die Mutter Amenhotep's (Amenophis') III. — 3. A. Pridik. Der Mitregent des Königs Ptolemaios II Philadelphos. — 4. G. Suess. De Graecorum fabulis satyricis. — 5. A. Berendts und K. Grass. Flavius Josephus: Vom jüdischen Kriege, Buch I—IV, nach der slavischen Übersetzung deutsch herausgegeben und mit dem griechischen Text verglichen. I. Teil (S. 1—160). — 6. H. Mutschmann. Studies concerning the origin of „Paradise Lost“.

B VI (1925). 1. A. Saareste. Leksikaalseist vahekordadest eesti murretes. I. Analüüs. (Du sectionnement lexicologique dans les patois estoniens. I. Analyse.) — 2. A. Bjerre. Zur Psychologie des Mordes.

B VII (1926). 1. A. v. Bulmerincq. Einleitung in das Buch des Propheten Maleachi. 4. — 2. W. Anderson. Der Chalifenmünzfund von Kochtel. (Mit Beiträgen von R. Vasmer.) — 3. J. Mägiste. Rosona (Eesti Ingeri) murde pääjooned. (Die Hauptzüge der Mundart von Rosona). — 4. M. A. Курчинский (M. A. Kurtschinsky). Европейский хаосъ. Экономическія послѣдствія великой войны. (Das europäische Chaos.)

B VIII (1926). 1. A. M. Tallgren. Zur Archäologie Eestis. II. — 2. H. Mutschmann. The secret of John Milton. — 3. L. Kettunen. Untersuchung über die livische Sprache. I. Phonetische Einführung. Sprachproben.

B IX (1926). 1. N. Maim. Parlamentarismist Prantsuse restauratsioonajal (1814—1830). (Du parlementarisme en France pendant la Restauration.) — 2. S. v. Csekey. Die Quellen des estnischen Verwaltungsrechts. I. Teil (S. 1—102). — 3. A. Berendts und K. Grass. Flavius Josephus: Vom jüdischen Kriege, Buch I—IV, nach der slavischen Übersetzung deutsch herausgegeben und mit dem griechischen Text verglichen. II. Teil (S. 161—288). — 4. G. Suess. De eo quem dicunt inesse Trimalchionis cenae sermone vulgari. — 5. E. Kieckers. Sprachwissenschaftliche Miscellen. III. — 6. C. Vilhelmson. De ostraco quod Revaliae in museo provinciali servatur.

TARTU ÜLIKOOLI TOIMETUSED ilmuvad kolmes seerias:

A: Mathematica, physica, medica. (Matemaatika-loodusteaduskonna, arstiteaduskonna, loomaarstiteaduskonna ja põllumajandusteaduskonna tööd.)

B: Humaniora. (Usuteaduskonna, filosoofiateaduskonna ja õigusteaduskonna tööd.)

C: Annales. (Aastaruanded.)

Ladu: Ülikooli Raamatukogus, Tartus.

LES PUBLICATIONS DE L'UNIVERSITÉ DE TARTU (DORPAT) se font en trois séries:

A: Mathematica, physica, medica. (Mathématiques, sciences naturelles, médecine, sciences vétérinaires, agronomie.)

B: Humaniora. (Théologie, philosophie, philologie, histoire, jurisprudence.)

C: Annales.

Dépôt: La Bibliothèque de l'Université de Tartu, Estonie.
