

## OM LØVBLADFORMER

(1. LIANER. 2. SKOVBUNDSPLANTER)

AF

EUG. WARMING

(MEDDELT I MØDET DEN 23. FEBRUAR 1900)

**B**landt de mange Forsøg paa at finde det nyttige i Organismernes Bygning, som udmærke de sidste Aartier, er der ogsaa en Række Studier over Løvbladenes Former. Der er tre Faktorer, som virke prægende og formgivende paa Løvbladet; for det første maa det selvfølgelig præges af sit *Arbejde*, Kulsyreassimilationen; for det 2det maa det være tilpasset til de *Kaar*, hvorunder det lever, navnlig Fugtigheds- og Fordampningsforholdene; den 3dje Faktor, der, saa vidt vi kunne se, er uafhængig af hine to første, er *Slægtskabsforholdene*, som medføre, at en vis Grundform under forskellige Variationer genfindes hos Repræsentanterne for større naturlige Grupper; for Løvbladets Vedkommende er det jo navnlig i Nervationen, at denne Grundform ytrer sig. Om ogsaa Grundformen oprindelig er et Tilpasningsforhold, vide vi ikke<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> GRANT ALLEN har i Nature, vol. 27, 1883, publiceret en Afhandling: „The Shapes of Leaves“, til hvilken jeg faar Anledning til at henvise. Ved Siden af mange løse Spekulationer, som hans Digternatur har forledt ham til, indeholder den en Række gode lagttagelser og Bemærkninger. Om det nævnte Punkt udtaler han sig S. 466 og 496 f. Ex. saaledes: „The shapes of leaves thus depend upon the average surrounding conditions, modifying a given ancestral type“.

Der foreligger saaledes Undersøgelser over Løvbladenes Former af en hel Række Forskere, f. Ex. HERBERT SPENCER, JOHN LUBBOCK, GRANT ALLEN, JUNGNER, STAHL, GOEBEL, KERNER, WARMING, HANSGIRG o. a., men Resultaterne ere just ikke rosværdige for alles Vedkommende. Nogle have med stor Dristighed og paa Grundlag af ret overfladiske Undersøgelser givet Tydninger af Bladformerne, der have en overordentlig tvivlsom Værdi. Jeg skal ikke indlade mig paa Omtale af disse tidligere Bidrag, men finder Anledning til kun at fremsætte nogle Bemærkninger om de nye Studier over Løvbladformer, som ere publicerede af C. A. M. LINDMAN<sup>1</sup>. Hans Afhandling indeholder nye og værdifulde Iagttagelser fra den sydamerikanske Tropenatur, men ogsaa et og andet, som synes mig mindre vel begrundet, og som jeg vil omtale i det følgende.

### 1. Lianbladet.

LINDMANS 4de Afsnit handler om *Lianbladets Form og Retning*. Han er bleven „frapperet“ over det fælles Mærke for Lianerne, at de have „breite, mehr oder weniger herzförmige Blattspreiten mit abwärts gerichteter Blattspitze“, og han angiver, at alle lianagtige Familier og Slægter „tendere“ mod den nævnte Bladform og Bladretning.

LINDMAN henviser kun til to tidligere Forfattere, som have omtalt denne Ejendommelighed, nemlig FOTHERGILL (On the Leaves of Climbing Plants, i Transactions Edinb. Botan. Society, vol. 17, 1888) og H. SCHENCK (1892 i hans „Beiträge z. Biologie u. Anatomie der Lianen“). Men denne almindelige Forekomst af brede Blade med hjertedannet Grund hos Planter med lianagtig Levevis har dog været observeret og omtalt endnu tidligere. Den nævnte GRANT ALLEN omtaler allerede 1883 (l. c. S. 513—514) Bladformerne hos *Hedera* og Forskellen mellem

<sup>1</sup> C. A. M. LINDMAN, „Zur Morphologie und Biologie einiger Blätter und belaubter Sprosse“, i Bihang till K. Sv. Vet. Akad. Handlingar, 25; Stockholm 1899.

de klatrende og de blomstrende Skuds Former, og han bemærker, at de første genfindes hos „many plants which similarly press close to the flat surface“ (f. Ex. *Veronica hederifolia*, *Linaria Cymbalaria*, *Campanula hederacea*, *Ranunculus hederaceus*). S. 514 fortsætter han: „Another special climbing type, proper to more open habits of twining round alien stems, is that of the common bindweed“, der genfindes f. Ex. hos *Polygonum Convolvulus*, *Smilax* og *Tamus*; „this form of the leaf may be said to be almost universal among the twining creepers“. Til en 3dje Form henfører han *Humulus*, *Vitis*, *Bryonia*, *Ampelopsis quinquefolia* og *Clematis*-Arter<sup>1</sup>.

Efter det i Litteraturen foreliggende og mit eget Kendskab til Lianerne har jeg betragtet det som en saa almindelig gældende Sag, at Lianer have den omtalte Bladform, at jeg endog har optaget det, selvfølgelig yderst kortfattet, i min Lærebog i „Almindelig Botanik“ (3dje Udg., 1895, S. 75 og 124), og det er saaledes i mange Aar blevet doceret for mine Tilhørere. Dog bør det fremhæves, at det ikke er alle Lianer, for hvilke det gælder, og navnlig maa de undtages, som klatre ved Slyngtraade i Enderne af Bladene, saasom *Vicia*, *Pisum*, *Cobæa* o. fl., og ogsaa andre Undtagelser gives.

LINDMAN har imidlertid den Fortjeneste, at han ikke nøjes med at konstatere Fakta, men tillige spørger om og søger efter Grunden til denne hos Lianer saa hyppige Bladform. Han adskiller Spørgsmaalet i fire Punkter, som han betragter hvert for sig, nemlig: a) den lodrette Stilling af Bladpladen og den nedad rettede Bladspids; b) den store Bredde af Bladpladen;

<sup>1</sup> Ogsaa HERBERT SPENCER synes at have været opmærksom paa en Sammenhæng mellem Bladform og Skudform. I „Principles of Biology“, Sec. ed., II, 1899, siger han nemlig (S. 157), efter at han har omtalt *Hydrocotyle*: „Another case is supplied by the Nasturtium which combines the characters — a creeping stem, long leaf-stalks growing up at right angles to it, and unsymmetrically peltate leaves, of which the least dimension is, on the average, towards the stem“.

c) den hjerteformede Bladgrund, og d) den undertiden forlængede Bladspids.

Hvad a) Bladpladens lodrette Stilling med nedad rettet Spids angaar, tilskriver han den den Omstændighed, at Lianerne vokse *tæt ved Siden af en lodret Støtte* og derfor faa Sidelys; dette vilde derfor ikke kunne udnyttes uden netop ved den omtalte Stilling. Absolut slaaende er denne Forklaring utvivlsomt ikke, thi imod den er dog at bemærke, at der findes mange klatrende eller epifytiske Planter (saasom *Ficus minima* og *stipularis*, *Marcgravia*-Arter o. a.), hvis Blade vende Spidserne *opad*, og disse vokse jo netop „neben einer vertikalen Stütze“ og have Sidelys.

Hvad b) den store Bredde af Bladpladen angaar, antager Lindman, at den er nødvendig, for at Lianerne ved Hjælp af dens betydelige Transpiration kan faa den tilstrækkelige Mængde af Vand og mineralsk Næring løftet op fra Jorden gennem de lange og tynde Stængler<sup>1</sup>. Lindman gaar her ud fra en endnu ubevist Antagelse; thi Fysiologerne staa endnu ganske uenige og uforstaaende over for det Spørgsmaal, ved hvilke Midler Vandet saa hurtig transporteres i Planterne og op i de højeste af disse. Der forligger jo endog Forsøg, som vise, at Transpirationen ikke er nødvendig, for at Næringssafterne løftes op i Planterne, eller som vise, at Vækst og Ernæring slet ikke fremmes ved forhøjet Fordampning. At Transpirationen fra Bladene spiller en vis Rolle, er rimeligt; men det er næppe muligt at tildele den en saa stor Betydning, som Lindman gør, og ud derfra drage den Slutning, som han gør<sup>2</sup>.

<sup>1</sup> „Um so viel Wasser aber zu der beträchtlichen Höhe einer hoch kletternden Pflanze hinaufzubefördern, hat diese Pflanze eine ausgiebige Wasserverdunstung nöthig. Die Forderungen, die and die Liane gestellt werden, sind deshalb: *eine beträchtliche Blattbreite* und eine Blattstruktur, wodurch *ein bedeutendes Verdunstungsvermögen* gesichert wird.“ (Lindman l. c. S. 56—57.)

<sup>2</sup> Lindman tilføjer S. 57 følgende Note: „Blätter vom breiten Typus findet man auch bei den meisten andern Pflanzen mit sehr verlängertem

I min Afhandling om Lagoa Santas Plantevækst<sup>1</sup> har jeg S. 308 et Afsnit om Lianernes Fylogense; jeg udtaler her følgende: „det har været mig paafaldende, at der er saa mange Lianer, som have stærkt *haarede* Blade, f. Ex. blandt *Asclepiadaceæ* og *Compositæ*, medens ganske vist mange flere ere glatte, saaledes som Skovplanterne i Almindelighed. Sagen fortjener nærmere Undersøgelse, men forekommer mig forresten at være ganske naturlig, fordi de i Trætoppene værende Blade af Lianer trænge til Værn mod en formedelst de indskrænkede Vandledningsbaner maaske let alt for stærk Fordampning.“

Lianernes Transpiration og Saftstrømning vil være en meget lønnende fysiologisk Opgave, og uden Forsøg ville vi næppe faa Klarhed over den. Saadanne meddeler Lindman jo ikke; han har endog ikke en Gang meddelt noget om anatomiske Bygningsforhold hos Lianbladene, der kunde antyde, at der virkelig transpirerer store Vandmængder gennem dem.

Hvad Bladpladernes Størrelser angaar, vil jeg derimod snarest sætte dem i Forbindelse med et andet fysiologisk Arbejde, nemlig *Kulsyreassimilationen*, men for øvrigt kommer jeg straks nedenunder tilbage hertil.

Hvad Punkt c) angaar, den hjerteformede Basis, da passer den jo ganske vist, som Lindman udvikler, meget godt sammen med Pladens nedad rettede Stilling og med de Pladsforhold, som de andre Blade indrømme, og Bladet opnaar at faa en stor Del af sin Flade anbragt ovenfor sit Insertionspunkt. Bladets fysiologiske Arbejde bliver selvfølgelig større

Stamme, z. B. den kriechenden Stengel (*Geophila*, *Lysimachia Nummularia*, *Dichondra*, *Glechoma*, *Linaria Cymbalaria*, *Linnæa*, *Hydrocotyle*, *Asarum*, *Saxifraga*-Arten, *Batrachium hederaceum* S. F. Gray) und bei einer grossen Menge Wasserpflanzen (mit Schwimmblättern)“. Her ere ret forskellige vegetative Typer sammenstillede, og Grundene til de brede Blade ere aabenbart forskellige, — hvad jeg tildels kommer tilbage til senere —, og have næppe noget med Fordampningshensyn at gøre.

<sup>1</sup> EUG. WARMING, Lagoa Santa. Et Bidrag til den biologiske Plantegeografi. K. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter. 6. R., VI, 3, 1892.

ved denne Udbredning af Grunden, men dette Arbejde er sikkert først og fremmest Kulsyre-Assimilationen, og dernæst bevises heraf ikke Nødvendigheden af, at Bladene absolut have Hjerteformen og ikke mange andre Former. Der kan atter her henvises til de ovenfor nævnte Planter *Ficus minima* og *stipularis* *Marcgravia*-Arter, klatrende Araceer (se Goebel, Organographie, I, Fig. 96, S. 136, 137), *Dischidia*, og flere lign., der ere Epifyter; deres Blade vende *Spidserne opad* og den hjertedannede Basis nedad. Jeg skønner ikke, at „die basale Ausbreitung der Blattspreite“ nødvendigvis „in direktem Zusammenhang mit ihrer umgekehrten hängenden Richtung steht“. Lindman overser vistnok her et Bygningsforhold af en vis Betydning, nemlig — den lange Stilk.

Hvad Punkt d) den forlængede Bladspids angaar, antager Lindman, at Bladenes undertiden lange Spidser maaske ere „Träufelspitzen“. Dette er jo muligt i visse Tilfælde, men bør vel endnu betragtes som en ren Hypothese. En Gruppe Skovplanter fra vore danske Skove, som nedenfor omtales, have lignende Bladform, men nogen særlig Grund til hos dem at tale om Drypspidser i Stahls Forstand, er der vel næppe; den Omstændighed, at en Bladplade ender i en længere eller kortere Spids, maa vel næsten altid antages at hjælpe til hurtigere Bortledning af Regnvandet. I øvrigt har man hos Lianerne vistnok ofte med den af RACIBORSKI omtalte „Vorläuferspitze“ at gøre (Flora 87, 1900).

Der er imidlertid — som nævnt — et Bygningsforhold hos de almindeligste og mest typiske Lianblade, som LINDMAN slet ikke bliver opmærksom paa, nemlig Bladstilkens store Længde. Det er gennemgaaende ejendommeligt for Lianer (undtagen *Vicia*-Typen), at Bladstilkene ere meget lange og udgaa tilnærmelsesvis vinkelret fra Stænglerne; teleologisk set er dette let forstaaeligt, thi uden dette ville Bladpladerne

vanskeligt kunne føres ud fra Støtterne, ud i den gunstigste Belysning; navnlig vil det for Slyngeplanter, der ofte slynge deres Stængler om hverandre og danne tæt sammenfiltrede Masser, være en næsten nødvendig Ting, at Bladene have lange og udspærrede Stilke. De ovenfor anførte Planter, hvis Bladspids ofte vender opad, og hvis Blade ere trykte tæt til Klipper, Træstammer eller andre brede Underlag, have en meget kort Stilk; de ere Rodklatrere, der aabenbart leve under andre Forhold end de ægte Lianer; de have mere af Epifyters Natur, og deres Skudform genfindes hos mange Jungermannier; den nærmer sig mere til den *Nummularia*-Type, som omtales nedenfor.

Det er saa meget mærkeligere, at Lindman ikke bliver opmærksom paa den Rolle, som Bladstilkenes Længde spiller, da FOTHERGILL dog udtrykkeligt siger (l. c. S. 309): „*The length of petiole then appeared as a second factor which is seen to vary directly with the amount of basal development; the longer the stalk, the more cordate or sagittate the leaf*“.

Lianbladets saa hyppige Hjerteform maa aabenbart ses fra et mere alment Synspunkt. Mine egne Iagttagelser af Naturens uendelige Rigdom af Løvbladformer have for længe siden ført mig til den Opfattelse, at vi med god Grund kunne skelne mellem to Hovedformer, hvilke jeg vil benævne: a) *det langstilkede, korte og brede Blad* eller kort og godt: Rundbladet, hvilket Ord Goebel anvender om *Campanula rotundifolia* i Flora, 82, 1896, S. 1, og b) *det kortstilkede eller siddende, lange og ofte smalle Blad*, Langbladet.

Rundbladet har en Plade, der gennemgaaende er bred, hjerte- eller nyredannet eller bredt ægdannet eller kredsround og skjolddannet; Bredden er enten større end Længden eller omtrent lig med den, og Stilken er lang (omtrent af Pladens Længde eller længere). I nøje Tilknytning til Formen er Nervationen haandformet, fodformet, stjerneformet. Langbladet er som Regel meget smallere; Pladen er længere end bred,

varierer mellem ægdannet, elliptisk, lancetdannet, aflang, linie-dannet, spadedannet, omvendt ægdannet o. s. v., og dets Stilk er kort (kortere end Pladen) eller mangler. Nervationen stemmer med Bladformen; Pladen er ligenervet, buenervet, fjernervet og lign.

Vi træffe denne Modsætning allerede hos vore egne, almindelige Vedplanter; til de Rundbladede høre saaledes følgende:

(1) *Acer*, *Æsculus*, *Betula*, *Hedera*, *Platanus*, *Populus*, *Ribes*, de fleste *Rubus*-Arter, *Tilia*, *Viburnum* *Opulus*, og mindre udpræget: *Cratægus* og *Syringa*.

Til de Langbladede høre: (2) *Berberis*, *Carpinus*; *Cornus*, *Cotoneaster*, *Daphne*, *Euonymus*, *Fagus*, *Hippophaë*, *Ilex*, *Lonicera*, *Prunus*, *Pyrus* (mindre typisk), *Quercus*, *Rhamnus*; *Salix*, *Ulmus* o. a., og hertil slutte sig *Erica*, *Calluna*, *Empetrum*, Naaletræer, og de med finnedede Blade: *Fraxinus*, *Juglans*, *Rosa*, *Sambucus*, *Sorbus Aucuparia*. Mindst typisk er *Corylus* og *Pyrus communis*.

Selv indenfor Naaletræerne ses den samme Modsætning; *Ginkgo* hører til de Rundbladede, de ægte Naaletræer til de Langbladede.

Skønt der mellem disse to extreme Grupper selvfølgelig er Mellemløper, og skønt der er andre Bladtyper, f. Ex. Skæl-bladet hos *Cupressaceæ*; forekomme de mig dog saa almindelige og vel udprægede, at jeg undrer mig meget over ikke at finde denne Hovedforskel fremhævet i de botaniske Lærebøger; det forekommer mig utænkeligt, at den skulde været undgaaet Botanikernes Opmærksomhed. Men mærkværdigt nok synes dette i Almindelighed at være Tilfældet. Ved min Eftersøgning fandt jeg først Sagen berørt af GRANT ALLEN i den anførte Afhandling (*Nature*, l. c. S. 512); han siger: „Sessile leaves are particularly apt to be lanceolate. They approach nearest among dicotyledons to the monocotyledonous type.“ Men den, som rimeligvis først og, saa vidt jeg ved, med størst Bestemthed



har udtalt sig om Korrelationen mellem Stilkens Længde og Bladpladens Bredde, er ANDREJ BEKETTOFF, 1857, i en Afhandling: „Mémoire sur la stabilité et la régularité des proportions relatives des parties foliaires“<sup>1</sup>.

BEKETTOFF udleder følgende Sætninger af en talrig Række Iagttagelser:

1. La longueur du limbe et celle du pétiole se trouvent entre elles en raison inverse, tandis qu'au contraire, la largeur du limbe et la longueur du pétiole sont entre elles en raison directe: plus le pétiole est long, plus le limbe est court et large, at vice versa.

2. La longueur du limbe et la grandeur de l'angle foliaire (α: l'angle formé par la feuille, avec un plan horizontal perpendiculaire à la tige et passant par le point d'insertion de la feuille) se trouvent entre elles en raison directe: plus l'angle est grand, plus le limbe est relativement long, et vice versa.

3. La longueur d'un limbe foliaire et le nombre des séries d'enroulement se trouvent entre eux en raison inverse: plus est grand le nombre des séries, moins est large le limbe, et vice versa.

Ces trois règles renferment en elles les *conditions* ou causes corrélationnelles qui déterminent les principales proportions relatives des feuilles. . . . . La plus grande longueur et la plus petite largeur relatives sont déterminées par: le manque total de pétioles, un angle foliaire de 90° et le plus petit des angles de divergence connu. Un pétiole excessivement long, un angle foliaire 0° et le plus grand des angles de divergence, déterminent, au contraire, un maximum de largeur et un minimum de longueur relatives.

Disse Beketoffs Sætninger maa siges i det hele og store at være alment gyldige. Men selvfølgelig er der, som han

<sup>1</sup> Bulletin de la Soc. impér. des naturalistes de Moscou, t. 31, 1858; gengivet forkortet paa Tysk af Forfatteren selv i Linnæa, Bd. 29: „Über die morphologischen Verhältnisse der Blattheile zu einander und zum Stengel“.

ogsaa selv fremhæver, overalt Mellemlinjer mellem de to store Ydergrupper. Denne Korrelation mellem Bladets Dele staar aabenbart i Forbindelse med Bladstillingen, Leddenes Længde paa Skuddet og Plantens Bestræbelse *for at stille sine Assimilationsorganer i den heldigste Belysning.*

*Lianbladene gaa saaledes ind under den store Gruppe: Rundbladene, de brede, mere eller mindre hjertedannede og langstilkede Blade.* Det næste Spørgsmaal bliver da: *hvorfor have de faaet denne Form?* Jeg tror, til Dels i Tilslutning til Lindman, at maatte svare følgende: da Lianstænglerne føres saa nær ind til deres Støtter, faa de oftest ensidigt Lys, og de ville ikke faa tilstrækkeligt Lys paa Grund af de Forhold, under hvilke de leve, i Skov og Krat, mellem andre Planter, hvis Bladpladerne ikke føres langt ud fra Stænglerne; de maa derfor have lange Stilke, og i en endnu ukendt Korrelation med dette staar da, at Pladerne blive brede og mere eller mindre hjertedannede, med Stilken fæstet under en ret eller meget vid Vinkel dels til Stængelen og dels til Pladen; at Bladspidserne komme til at vende nedad, er en Nødvendighed, naar Oversiden skal belyses stærkest, maaske ogsaa af Hensyn til Regnafledningen.

De vigtigste Afvigelser herfra ere dels de ovenfor (S. 8) anførte Rodklatrere, dels de med Slyngtraade i Bladspidserne forsynede Klatrere, men ogsaa andre forekomme, hvad allerede vore egne faa Lianer vise. Se vi bort fra Halvlianerne (*Rubus, Rosa, Lycium, Galium Aparine*), ere vore indenlandske nemlig følgende: (3) *Bryonia alba, B. dioica, Convolvulus sepium, C. arvensis, Hedera Helix, Humulus Lupulus, Lonicera Periclymenum, Polygonum dumetorum, P. Convolvulus, Solanum Dulcamara* (en ægte, til venstre slyngende Lian, som kan gaa mindst et Par Meter højt).

Af disse 10 Arter afviger een, nemlig *Lonicera*, ganske fra Typen, og *Solanum* er ikke helt typisk.

Jeg tror, at det hjertedannede Lianblad ogsaa belyses ved Henblik til andre Planter, særligt vore Skovbundsplanter, og jeg finder saa meget mere Grund til at gaa over til dem, som Lindman ogsaa har et Afsnit om disses Bladformer.

## 2. Vore Skovbundsplanter.

LINDMAN siger (l. c. S. 18): „Die Blätter, die im tiefen Schatten eines dichten Waldes vegetiren, zeigen meist sehr einfache Formenverhältnisse; die reich gelappten und zusammengesetzten Blätter treten zurück; der ruhige, fast einförmige Eindruck, den wir im Walddunkel erfahren, ist nicht nur durch das tiefe, gesättigte Grün bedingt, sondern wird in der That auch durch eine gewisse Einförmigkeit in Blattform und Blattrichtung verstärkt“. Ogsaa GREVILLIUS ytrer sig, skønt mindre bestemt, i samme Retning<sup>1</sup>; han taler endog om „*ein Schattenblatttypus*“, siger (S. 157), efter at have talt om *Stellaria nemorum* og *Melandrium silvestre*: „Die Blätter nehmen bei diesen etwas noch niedrigere Niveaus ein als die vorhergehenden und sind also einer stärkeren Beschattung als diese ausgesetzt. Ein Ausdruck für diese Beschattung ist offenbar die ungetheilte Blattfläche, da ja Schattenpflanzen im Allgemeinen dadurch charakterisirt sind, dass die Assimilationsflächen der Blätter im Verhältniss zur Ausdehnung der Peripherie ein bedeutendes Areal einnehmen“.

Berettigelsen af denne almene Udtalelse om Skyggeblades Former synes mig meget tvivlsom; der synes næsten at foreligge en urigtig Tydning af det Faktum, at Skyggeblade faa et større Areal end Solblade af samme Art; thi at Skyggeblade fortrinsvis skulde være udelte eller usammensatte, er mig ubekendt og i høj Grad tvivlsomt; mine Betragtninger af den danske Flora have i alt Fald ikke ført til dette Resultat.

<sup>1</sup> Biologisch-physiognomische Untersuchungen einiger schwedischer Hainthälchen. Bot. Zeitg. 1894.

Snarest skulde man vente, at de havde stærkt delte Blade, saa at de ikke spærre Lyset for de endnu lavere Plantelag, — og navnlig at Skovtræerne havde sammensatte eller dybt delte Blade; men dette er jo meget langt fra at være Tilfældet, i alt Fald i vor Natur.

Skulde et Bevis føres for Rigtigheden af LINDMANS og GREVILLIUS's Udtalelser, maatte dette ske derved, at *en statistisk Sammenligning* gøres mellem Skovbundsvegetationen og den paa solaabent Land værende, saa at det vises, at den første har *relativt* flere Arter med enkle og udelte Blade end det aabne Lands. En saadan Undersøgelse have imidlertid hverken Grevillius eller Lindman foretaget. Det er naturligvis ikke tilstrækkeligt, at Lindman angiver, at det „in den dunkleren Bezirken der *Haine* und *Hainthälchen* (feuchten Waldschluchten) sich zeigt, welche physiognomisch hervorragende Rolle eine Menge von Sträuchern und grossen Stauden infolge eines gemeinsamen, sehr einfachen Blatttypus zu spielen pflegen“, og det er naturligvis heller ikke tilstrækkeligt, at han nævner en Række Exempler paa saadanne „genuine *Schattengewächse* mit ganzen, *lanzettlichen* (bis elliptischen — eiförmigen — herzförmigen) Blättern“ fra den europæiske Flora, naar der kan nævnes en lignende eller større Mængde fra det aabne Land. *Først Opgørelse i Procent vil vise, hvad sandt der er i det angivne.*

Skulde det imidlertid vise sig, at der virkelig overalt i Skovenes Skygge findes en større Procentmængde af Arter med enkle, hele Blade end udenfor, saa staa vi atter overfor et nyt og meget stort Spørgsmaal: *hvorfor er dette saaledes?* hvorfor er dette Blad „ein Ausdruck für die Beschattung,“? men dette Spørgsmaal besvare de to nævnte Botanikere aldeles ikke; thi de Fakta, som Lindman S. 23 ff. anfører om nogle af de i Skovenes Indre raadende fysiske Ejendommeligheder, ere jo ingen Besvarelse.

Jeg kan ikke tro paa Rigtigheden af det angivne; men da jeg ikke for Tiden har Lejlighed til at anstille alle de

for en Dokumentation nødvendige Undersøgelser — hvilken Forpligtelse i øvrigt paahviler Lindman og Grevillius og ikke mig —, vil jeg nøjes med en noget mere skizzeret Oversigt over de Løvblad-Typer og Løvskudformer, der optræde i vore danske Skove — hvortil jeg allerede for en Del Aar siden har indsamlet noget Materiale netop med det Maal for Øje at se, om Skovbunden skulde have særegne Typer af Løvbladskud og Løvblade.

I. Vedplanterne. Vi have i Danmark omtrent 100 Vedplanter, af hvilke omtr. 20 ere Træer. Af disse sidste er der kun to med sammensatte Blade, nemlig *Fraxinus* og *Sorbus Aucuparia*: de øvrige have enkelte, udelte eller lidet delte Blade, hvis Formforhold nævnes S. 10. Man maa da sige, at det er karakteristisk for de nordiske Træer at have enkelte Blade, og dette bliver endnu tydeligere, naar vi sammenligne dem med Tropernes; af mit anførte Arbejde om Lagoa Santa fremgaar, at af de der voksende c. 383 Skovtræer har c.  $\frac{1}{3}$  indskaarne Blade, og blandt disse mange stærkt sammensatte (Bælgplanter o. a.), et Forhold, som aabenbart er mere nyttigt for andre Planters Trivsel under Træerne end det i vore Skove herskende og maa fremkalde en rigere Underskov. Belysningen i Skovenes Indre afhænger jo imidlertid ikke alene af Træernes Bladform, men ogsaa af Bladstillings- og Greningsforhold<sup>1</sup>.

Af Buskene og Halvbuskene har omtrent Halvdelen dybt delte (sammensatte) Blade, de andre enkelte. De første høre til Slægterne *Rubus*, *Rosa* og *Sambucus* (efter som man begrænser Arterne, vil Antallet blive ialt c. 40 eller c. 60) Af de sidste (med enkelte, hele eller lidet delte Blade) høre kun faa til den rundbladede Type: (4) *Ribes*, *Viburnum*, *Hedera*, i alt 7 Arter, den større Del til de langbladedes: (5) *Berberis*,

<sup>1</sup> Hvad der til en vis Grad bidrager til, at Lys kastes ned paa Skovbunden, er Blæsten, ved hvilken Trækronerne svinge frem og tilbage, og store lyse Strækninger mellem dem fremkomme. Dette har maaske en vis Betydning for vore Skove.

*Chimaphila, Cornus, (Corylus), Cotoneaster, Daphne, Euonymus, Ilex, Juniperus, Lonicera, Prunus, Rhamnus, Salix, Taxus, Vaccinium*; hertil maa man ogsaa slutte *Erica, Calluna* og *Empetrum*. Jeg ser ikke, at der er nogen paafaldende Forskel mellem Buskene med sammensatte og dem med enkelte Blade med Hensyn til Forkærlighed for Lys eller for Skygge: *De foretrække alle Smaaskovenes, Krattenes og Skovbrynets stærkere Lys* frem for Skovens stærkere Skygge, og skulde maaske nogle flere af de enkeltbladede trives vel inde i Skovenes Indre end af de sammensat-bladede, er det dog for dristigt herpaa at bygge nogen Slutning som Lindmans.

En Analyse af de forskellige Typer af Vedplanter ligger for øvrigt udenfor min Plan her.

II. Urterne. Ved en Analyse af vore Skoves urteagtige Flora vilde det være ønskeligt at tage hver Art Skov for sig, og endvidere at tage Hensyn til den Styrke, som Lyset har i hver enkelt og til forskellige Aarstider. Men jeg har ikke det hertil nødvendige Materiale, og maa derfor sammenfatte alle vore danske Skovbundsarter under eet. Efter deres Skudbygning og Bladform kunne de omtrent fordeles i følgende Grupper, idet jeg først omtaler Arterne med enkelte og hele eller lidet indskaarne Blade, siden dem med dybt indskaarne indtil sammensatte Blade. Det maa bemærkes, at Grupperne naturligvis ikke lade sig saa skarpt adskille, som det maaske af det efterfølgende ser ud til.

A. *Circæa*-Typen. *Skuddene ere oprette, straktleddede, uden Grundbladrosset; have modsatte Blade med udspærrede, lange Stilke og en Plade, der er mere eller mindre bredt ægdannet med hjertedannet Grund, nærmest altsaa af Rundbladtypen. Bladspidsen er ofte tilspidset og bøjet lidt nedad, og hele Pladen kan være noget hængende (se Fig. 1). Lyset falder som bekendt inde i Skoven sædvanlig lodret ned ovenfra, og*

i Overensstemmelse dermed staa Bladene af denne Type her korsvis modsatte, men hvor Lyset falder skraat ned, foregaa Drejninger af Stængler og Bladstilke i Overensstemmelse hermed. Jeg antager, at Stilkens Længde er et virksomt Middel til at bringe Pladen ud i Lyset. Den er længst paa den

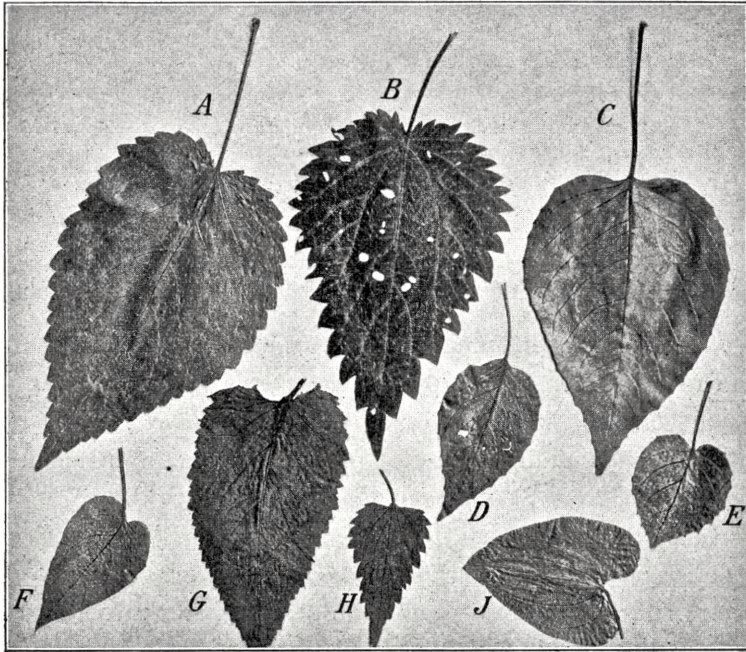


Fig. 1. Løvblade af A, *Stachys silvatica*. B, *Urtica dioica*. C, *Circæa lutetiana*. D, *Circæa intermedia*. E, *Circæa alpina*. F, *Stellaria nemorum*. G, *Scrophularia nodosa*. H, *Lamium album*. J, *Majanthemum bifolium*. (EUG. W.)

nedre Del af Stængelen, tager jævnt af opad, hvorved opnaas bedre Belysning for de nedre. Som Eksempel paa det Bladmosaik, der herved fremkommer, anføres her et Fotografi af en Plante, der rigtignok er Vedplante og for saa vidt ikke hører herhen, men som er et udmærket Eksempel derpaa (*Acer*, Fig. 2).

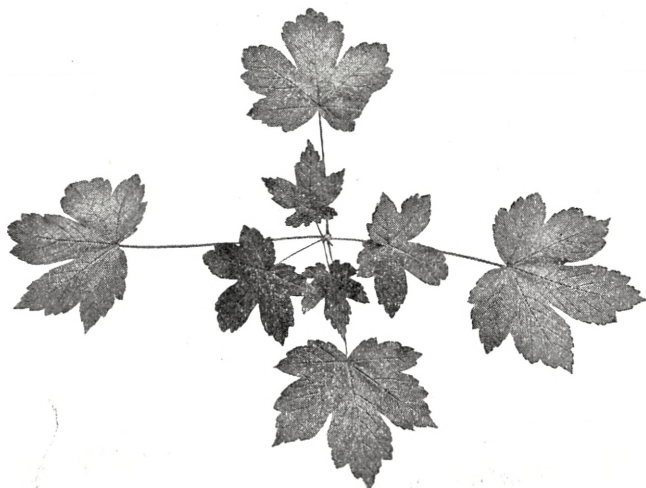


Fig. 2. Ung *Acer pseudoplatanus* i en Skov, set ovenfra. (Eug. W.)

Dette er en ejendommelig, meget karakteristisk Gruppe af Skovurter; til den høre: (6) *Circæa*-Arterne (3)<sup>1</sup>, *Stachys silvatica*, *Stellaria nemorum* og *media*, *Urtica dioica*, *Scrophularia nodosa* (mindre langstilket og typisk), og, som mindre ejendommelig for Skovbunden, *Lamium album*.

GRANT ALLEN har haft Øje for denne Gruppens Ejendommeligheder, og, idet han nævner *Lamium album* som Exempel, siger han (l. c. S. 512): „hedgerow plants with perennial stocks frequently assume this type“. Den hører fortrinsvis hjemme i Skovene, i hvilke den er meget iøjnefaldende, naar, *hvad der er Tilfældet i visse Bøgeskove*, *Circæa lutetiana*, *Stellaria nemorum* og *Stachys* optræde i stor Mængde paa Grund af deres vandrete, stærkt grenede Jordstængler (Fig. 3)<sup>2</sup>. Den optræder sjældent i typisk Uddannelse paa aabent Land. *Urtica dioica*

<sup>1</sup> Ved de i Parenthes tilføjede Tal betegnes Artsantal. Er intet tilføjet, er Tallet sædvanlig kun 1.

<sup>2</sup> Dennes Skud strække sig ofte hen paa Sommeren, blive lange, tynde, buedeformede og til sidst nedliggende og rodslaaende; Enderne af dem kunne trænge ned i Jorden og blive til de sædvanlige blege Lavblads-Udløbere.





Fig. 3. Skovbund i en Bøgeskov. Skud af *Ciræa lutetiana* og *Stellaria nemorum* ere blandede mellem hverandre; desuden ses to Skud af *Equisetum silvaticum*, Skud af *Asperula odorata* og *Geranium Robertianum*. (EUG. W.)

er en ægte Skovplante, der jo dog ogsaa findes paa solaabne Steder, som Ugræs ved Gærder o. s. v.

Nær hertil slutte sig *Aristolochia Clematitis*, *Lunaria rediviva* og en Del Arter af Gruppen C. Der er enkelte Arter, som ikke ere Skyggeplanter, og som nærmest maa regnes herhen, f. Ex. *Lamium purpureum* og andre Labiater, *Stellaria media*, vel ogsaa *Vincetoxicum officinale* (Kratskov, Skrænter).

**B. Melandrium-Typen.** Med Gruppen A sammenligne vi straks en Gruppe, hvis Skud ligeledes ere *straktleddede*

og uden udpræget Grundbladrosset (nogle danne dog en Overgang til Gruppen E), men hvis Blade ere siddende eller kortstilkede, og have en lang (aflang, lancetdannet, elliptisk o. lign.) Plade uden udpræget hjertedannet Grund. Bladene høre tydelig til Langblad-Typen, medens de i Gruppen A vare næsten typiske Rundblade. De ere modsatte eller spredte.

I Skoven træffes en Del Planter af denne Type, men de staa mere enkeltvis end de fleste Arter af Gruppen A, hvilket skyldes, at Jordstænglerne høre til den mangelhovedede Rødstoks Type, eller ere mindre grenede og langstrakte, naar de ere vandrette. Slægterne ere omtrent 30, nemlig: (7) *Anacamptis*, *Aracium* (*A. paludosum*, f. Eks. i Elle- og Askeskov), *Cephalanthera* (3), *Centaurea*, (*Chamaenerium*), *Cirsium* (2), *Clinopodium*, *Cypripedium*, *Digitalis*, *Epilobium*, *Epipactis* (3), *Hieracium* (*H. umbellatum*, *H. tridentatum* o. a.), *Hesperis matronalis*, *Hypericum* (3), *Impatiens* (*I. noli tangere*; de nedre Blade ret langstilkede; Fig. 5), *Lampsana*, *Listera* (2), *Lysimachia*, *Melampyrum* (4), *Melandrium* (2), *Mercurialis*, *Moehringia* (*M. trinervia*, Overgang til A), *Myosotis*, *Ophrys*, *Orchis* (3),

*Origanum*, *Paris*, *Platanthera* (2), *Polygonatum* (3), *Polygala*, *Scutellaria*, *Sedum*, *Silene*, *Solidago*, *Stellaria* (*S. Holostea*), *Trientalis*, *Veronica*.



Fig. 4. En Plante af *Mercurialis perennis*, set oven fra. (Eug. W.)

Der er en Del Forskel mellem disse Arter, idet navnlig nogle have nogle faa, tættere stillede Grundblade, saa at Begyndelsen til en Roset gøres, andre have ikke Spor af

saadanne; og tre have Bladene tættere samlede i Spidsen, nemlig *Trientalis europæa*, *Mercurialis perennis* og *Paris*



Fig. 5. *Impatiens noli tangere*, set ovenfra. (EUG. W.)

*quadrifolia*; den første (der affildes af Lindman) og den sidste have endog ligefrem Rosetter. Hos *Mercurialis* er Stængelen i sin største Udstrækning straktledet, og Bladene staa da korsvis modsat, men foroven rykkes Bladparrene tæt sammen, og de krydses da ikke mere under rette Vinkler, men saaledes, at de staa ud til 6 eller 8 Sider (Fig. 4). Dette er en Form af Bladmosaik og tjener aabenbart til at hindre, at Bladene skygge over hverandre. I øvrigt ville de strakte Led og Bladstillingen tjene til at skaffe alle Blade belyste af det ovenfra kommende Lys, mod hvilket de ere vinkelret stillede derved, at de ere mere eller mindre tydeligt vandret udbredte.

Et meget mærkeligt Eksempel paa Bladmosaik har jeg fundet hos *Impatiens noli tangere*. Stængelen er lodret. Bladene staa vandret, i Skrue (angivet paa Fig. 5 ved Bogstaverne A, B, C...; dette Tilfælde en højre, i andre Tilfælde en venstre Skrue). De nederste Blade ere ret langstilkede og komme derved ud af Skyggen af de øvre, som ere desto mere kortstilkede, jo højere de staa. Grenene (paa Figuren mærkede med Tal: 1 hører til A, 2 til B o. s. v.) begynde med et meget langt Stængelled (8—20 Cm. langt); de bære alene Løvblade og Blomster eller korte, blomstrende Grene. De vise det meget usædvanlige Forhold, at de bøjes ud til Siden af Bladakselen, saa at de danne en Vinkel med Bladstilkens; Vinkelens Størrelse er 20—75°. Paa det samme Skud bøjes Grenene altid til samme Side, nemlig til den katodiske. Foroven høre disse lange Sideskud brat op, og Akselprodukterne blive Blomster; disse sidde *lige* i Bladakslerne, ikke bøjede til Siden. Ved de nævnte Forhold opnaas, at alle grønne Dele belyses af det lige ovenfra kommende Lys<sup>1</sup>.

Ere Stænglerne ikke oprette, forandres Stillingerne. Saaledes findes *Scutellaria* ofte i Elle- og Askeskove med lange, nedliggende Stængler, hvis Blade staa ud til to Sider, næsten som paa et langt, finnet Blad.

En Del af de anførte Arter findes ikke i mørke Skove, men i Skovbrynene og i Kratskove, hvor der er mere Lys. Nogle gaa ogsaa ud f. Eks. paa Enge og andet solaabent Land.

*Denne Type optræder ogsaa paa det aabne Land og her i stor Mængde*; den er aabenbart absolut og relativt meget talrigere her end i Skovene; Antallet af Slægter er over 50, nemlig: (8) *Anchusa*, *Anagallis*, *Atriplex*, *Ballota*, *Berteroa*, *Bupleurum*, *Carduus*, *Cerastium*, *Chenopodium*, *Chrysanthemum*, *Cirsium*, *Cornus*, *Crepis*, *Dianthus*, *Dipsacus*, *Epilobium*, *Erigeron*, (*Erythraea*,) *Euphorbia*, *Euphrasia*, *Galeopsis*, *Gentiana*, *Gnaphalium*,

<sup>1</sup> GREVILLIUS (l. c. p. 158) angiver; at *Impatiens noli tangere* „sich hinsichtlich Anordnung der assimilirenden Organe im Grosse und Ganzen wie *Trientalis* verhält“. Dette kan næppe kaldes rigtigt.

*Hieracium*, *Hypericum*, *Inula*, *Leonurus*, *Linaria*, *Linum*, *Lithospermum*, *Lycopus*, *Lychnis*, *Lysimachia*, *Lythrum*, *Marubium*, *Melampyrum*, *Melandrium*, *Mentha*, *Myosotis*, *Odontites*, *Orchis*, *Parietaria*, *Polygala*, *Polygonum*, *Rhinanthus*, *Scutellaria*, *Sedum*, *Senecio*, *Silene*, *Solidago*, *Stellaria*, *Thlaspi*, *Thymus*, (*Trientalis*), *Valerianella*, *Veronica*, *Viscaria* o. fl.

Grundene til, at denne Type er saa meget talrigere paa aabent Land end i Skov, ere vel forskellige, bl. a. den, at mange enaarige Planter gaa ind herunder, og saadanne trives ikke i Skovene.

C. *Monotropa*-Typen. Som en egen Gruppe, der bedst kan sammenstilles med den foregaaende (B), kunne Skovbundens fanerogame Saprofyter og Parasiter nævnes, nemlig: (9) *Coraliorhiza*, *Epipogon*, *Lathræa*, *Monotropa*, *Neottia*. Til disse svarer paa aabent Land kun *Orobanche*.

Disse Planters Skudform er bekendt; den skyldes imidlertid helt andre Hensyn end Belysningsforholdene paa Skovbunden, og for saa vidt kan den ikke jævnføres med de andre Grupper.

D. *Asperula*-Typen. En ganske ejendommelig lille Gruppe af Skovbundsplanter danne *Asperula* og nogle andre lignende, der kunne sammenstilles med den. Skuddene ere oprette og straktleddede, og Bladene ere smalle, stillede i Kranse og vandret udbredte, saa at de kunne opfange det lige ovenfra kommende Lys. *Asperula odorata* er jo en særdeles almindelig Plante paa muldet Skovbund, hvis talrige Skud og gruppevise Stilling skyldes de vidt krybende, stærkt grenede Jordstængler. Paa Skovbund findes af samme Type: (10) *Galium boreale*, (*G. silvaticum*), *G. Mollugo* og den klatrende *G. Aparine*, hvis tynde Skud brede sig ud over og mellem Skovbrynets Planter, saa vel som inde i Elle- og Askeskovenes høje Bundvegetation. GRANT ALLEN omtaler denne Type (l. c. S. 466) med følgende Ord: „As in the submerged plants, so in the

matted terrestrial undergrowth, whorling of linear leaves may practically answer the same purpose as minute segmentation“, hvori han vistnok har Ret; for saa vidt kunde denne Gruppe omtales i Tilslutning til Gruppen M.

Fysiognomisk ganske ligestillet med *Asperula* er en helt anden Slægt, nemlig *Equisetum*. I Skovene repræsenteres den af (II) *Equisetum silvaticum*, *E. maximum* og i mindre Grad *E. pratense*. *E. maximum* er jo en ægte Skovbundsplante paa fugtig Bund, især i skyggefulde Skovkløfter; her blive dens Grene meget lange og tynde, staa vandret ud, som *Asperulas* Blade, og høje sig i lette Buer nedad, som Fig. 6 A og B viser. Interessant er Modsætningen mellem denne typiske Skyggeform og de Individuer, der vokse f. Eks. ved Grøfter i Skovudkanterne paa meget solrig Bund; disse faa nemlig korte og opad rettede Grene og de ere meget mindre end Skyggeformen (Fig. 6 E er en ung, Fig. D en gammel Plante af Lysformen, Fig. C en ung Plante af Skyggeformen).

*Equisetum silvaticum* ligner i Habitus Skyggeformen af *E. maximum*; dens Grene staa i overordentlig elegante Etager, vandret eller lidt nedad krummede, paa Steder, hvor den trives vel.

Den Kransstilling af vandrette Assimilationsorganer, som udmærke Planterne af denne Gruppe, svarer nøje til den Kransstilling, som omtaltes hos *Mercurialis*, *Paris* og *Trientalis*, med den Afvigelse, at disse egentlig kun have een Krans; den samme Stilling genfindes paa tilsvarende Maade hos Smaabladene af *Oxalis Acetosella* (Fig. 7 K) og med mindre Regelmæssighed hos andre, senere omtalte, sammensatte Blade (jfr. GREVILLIUS l. c. p. 137). Mellem Bladene eller (hos *Equisetum*) Stænglerne hos denne Gruppes Arter naar Lyset ned til de mulig underliggende Etager. Talrigst ere Etagerne hos *Equisetum*, men de kransstillede Organer ere jo ogsaa her de smalleste; bredest ere de hos Smaabladene af *Oxalis*, men saa er her til Gengæld kun een Etage. I hvor høj Grad *Equisetum silvaticum*'s

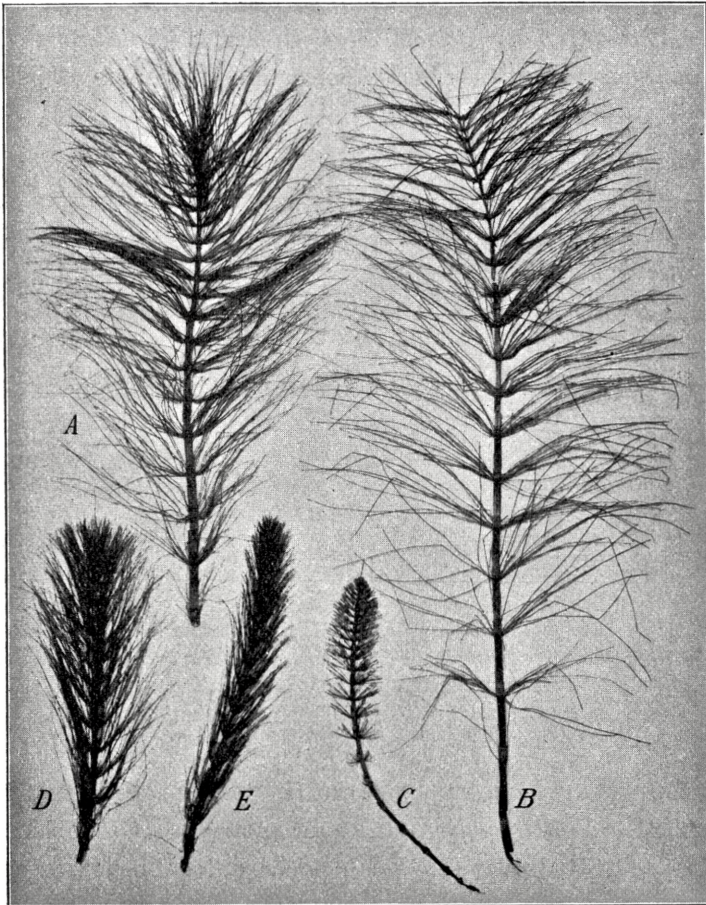


Fig. 6. *Equisetum maximum* (*E. Telmateja*). A, B, C: Skyggeformen;  
D, E: Lysform. (EUG. W.)

talrige Grene tillade Lyset at trænge ned til Bunden under Planterne, vil kunne skønnes af Fig. 3.

**E.** *Trachelium*-Typen kalder jeg denne Gruppe, for hvilken *Campanula Trachelium* kan gælde som Repræsentant. Det Tilløb til en Grundblad-Roset, der allerede fandtes hos nogle Arter af Gruppen B, føres videre her, idet her findes

et Antal langstilkede, typiske Rundblade samlede i Roset ved Grunden af en straktledet Stængel med Stilkene mere eller mindre opret stillede eller udad bøjede (Eksempler ere afbildede Fig. 7 A, B, C, E, F og Fig. 8).

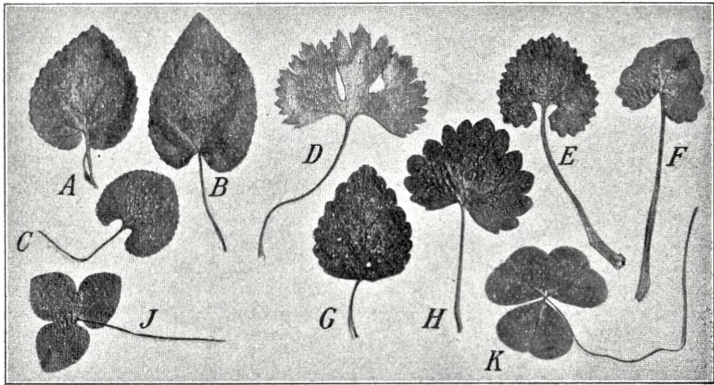


Fig. 7. A, B: *Viola silvatica*. C, *Viola odorata*. D, *Ranunculus auricomus*. E, *Alliaria officinalis*. F, *Ficaria ranunculoides*. G, *Galeobdolon luteum*. H, *Glechoma hederacea*. J, *Anemone Hepatica*. K, *Oxalis Acetosella*. (EUG. W.)

Korrelationen mellem Bladform og Stilk længde viser sig her tydeligt hos *Campanula*-Arter og fl. andre, idet Grundbladene ere typiske Rundblade (nyredannede, hjertedannede), medens Bladene paa den lange og straktledede Stængel blive desto mere kortstilkede, men samtidigt desto smallere og længere (ægformede til lancetformede), jo højere oppe paa Stængelen de sidde, og saaledes komme til at ligne Bladene i *Circæa*-Gruppen (Fig. 8; A' er et Grundblad, A'' Stængelblade af *Campanula Trachelium*; C' og C'' tilsvarende af *C. latifolia*). Her kan ogsaa mindes om Bladformerne hos *C. rotundifolia*, som GOEBEL experimentelt har belyst<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Flora Bd. 82, 1896. Se ogsaa FAMILLER, Flora 87, 1900 (Die verschiedenen Formen von *Campanula rotundifolia*).



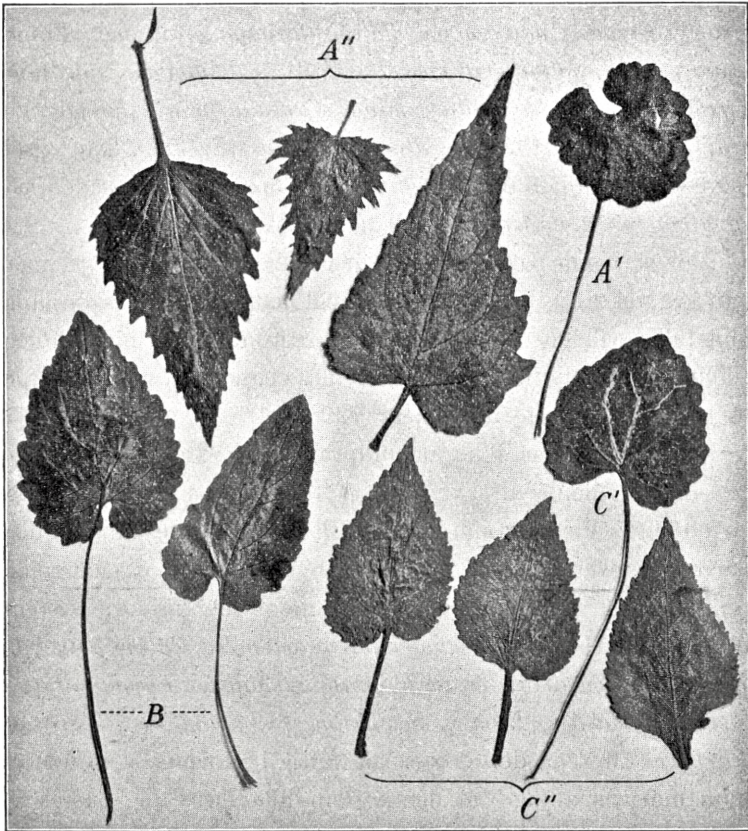


Fig. 8. A, *Campanula Trachelium*. B, *Campanula rapunculoides*.  
C, *C. latifolia*. (EUG. W.)

Til denne Gruppe høre følgende, der dog ikke alle ere lige typiske, ej heller alle lige udprægede Skovplanter:

(12) *Alliaria officinalis* (Fig. 7 E); (*Alchemilla vulgaris*; snarest Græsmarkplante); (*Anemone Hepatica*; Fig. 7 J; kan bedst regnes til Gruppen M); (*Arum maculatum* og *Asarum europæum*, afvigende Skudform); *Campanula Trachelium*, *latifolia*, *rapunculoides*, *rotundifolia* o. fl. (Fig. 8); *Chrysosplenium alternifolium*; mindre typisk *C. oppositifolium*; *Ficaria ranunculoides*

(Fig. 7 F); *Geum urbanum*<sup>1</sup>; *Goodyera repens*; *Hieracium*-Arter; *Hesperis matronalis*; (*Majanthemum bifolium*); *Lappa nemorosa*; *Lunaria rediviva* (se S. 19); *Phyteuma spicatum*; *Pyrola chlorantha*, *media*, *minor*, *rotundifolia*; *Pulmonaria officinalis* (Fig. 9); *Ranunculus auricomus* (Fig. 7 D; kan ogsaa regnes til Gruppen M), *lanuginosus*; *Rumex nemorosus*; *Viola silvatica*, *hirta*, *mirabilis* m. fl. (Fig. 7 A, B)<sup>2</sup>.

Det er denne Gruppe, som GRANT ALLEN har for Øje, naar han skriver (l. c. S. 512): „Radical leaves growing on long footstalks will be oftenest orbicular cordate“, og han tilføjer: „stem leaves on the same plant may pass from ovate-cordate to ovate, lanceolate and linear“<sup>3</sup>.

Denne Type er ikke saa udpræget en Skovtype som *Circaea*-Typen; den synes vel skikket til at vokse i et Græs- eller Urtetæppe, idet Grundbladenes Plader ved de lange Stilke hæves op over dette. Uden for Skovene er den ogsaa rigeligt repræsenteret: følgende slutte sig mere eller mindre bestemt til den: (13) *Alchemilla vulgaris*; *Beta vulgaris*; *Caltha palustris*; Arter af *Cochlearia*, *Drosera*, *Lappa*, *Malva*, *Parnassia (palustris)*, *Petasites*, *Rumex*, *Saxifraga (S. granulata)*, *Tussilago Farfara*. Men da den dog er saa talrig i Skovene, som den er, maa man vel antage, at denne Grundbladform dog passer ret godt til Skyggen og Løvdækket (jvfr. GOEBELS Undersøgelser over *Campanula rotundifolia*). Undertiden kan man finde Pletter i

<sup>1</sup> *Geums* Blade ere ganske vist snitdelte, men Endeafsnittet er saa mange Gange større end de ubetydelige Sideafsnit, og i Skovene stiller det sig vandret og under næsten ret Vinkel til den lodrette Del af Bladet, paa hvilken de smaa Afsnit sidde, hvilket derfor nærmest kun er en lang Stilk (et Forhold, som GOEBEL har afbildet hos *Geum bulgaricum*, i Organographie I. S. 110).

<sup>2</sup> Hos Violerne synes Bladpladen at blive desto bredere, jo fugtigere og mere skygget Voksestedet er, desto smallere, jo tørrere og mere solaaabent; man sammenligne Rækken: *Viola palustris*, *V. epipsila*, *V. odorata*, *V. mirabilis*, *V. silvatica*, *V. hirta*, *V. stagnina*, *V. canina*, *V. tricolor*.

<sup>3</sup> KERNER er ej heller ubekendt med dette, ifølge „Pflanzenleben“ (1887). Om han har faaet Ideen fra GRANT ALLEN, kan ikke ses, da KERNER som bekendt ikke henviser til de Forfattere, som han benytter.



Fig. 9. Skovbund i en Bøgeskov (samme som Fig. 3). Der ses mange Rosetter af *Pulmonaria officinalis*, desuden (nederst til venstre) Skud af *Impatiens noli tangere*, af *Circæa lutetiana* (nederst til højre), en ung *Fraxinus excelsior* (øverst til højre). Forøvrigt visne Bøgeblade. (EUG. W.)

Bøge-Skovene, som ere temmeligt tæt dækkede af f. Eks. *Pulmonarias* Grundblade (se Fig. 9). Ogsaa to andre ægte Skovplanter slutte sig til denne Type, om end lidt afvigende i Skudform,

nemlig: *Arum maculatum* og *Majanthemum bifolium* (Fig. 2). I andre Lande træffes af samme Type f. Eks. *Cyclamen europæum*.

**F. Glechoma**-Typen. I Bladform stemme følgende Planter overens med *Trachelium*-Typens Grundblade, men i Stængel ere de forskellige fra de under E nævnte, idet Stænglerne vel ere *straktleddede, eller endog langedleddede, men nedliggende og rodslaaende*: I Skovene (14) *Galeobdolon luteum* (Fig. 7 G), *Glechoma hederacea* (Fig. 7 H), *Veronica montana*, i mindre Grad *V. chamædrys* og *officinalis*, *Viola palustris* (og *odorata*); uden for Skovene: (15) *Batrachium hederaceum*, *Hydrocotyle vulgaris*<sup>1</sup>. Man kunde kalde denne Type *Hedera*-Typen, thi denne afviger kun ved sine forveddede Stængler fra den<sup>2</sup>. Den kan ikke siges særligt at være Skovbundstype, thi f. Eks. de to *Veronica*-Arter ere jo ogsaa særligt lyselskende.

Nærmest hertil slutte sig Lianerne: *Convolvulus sepium* og *arvensis*, *Polygonum dumetorum* og *Convolvulus* og de med delte Blade (se S. 34).

**G. Nummularia**-Typen, slutter sig nøje til *Hedera*-Typen, *idet Stængelen er krybende, Bladene brede, ofte omtrent kredsrunde, men mere kortstilkede*, hvorved de danne en Undtagelse fra den ovenfor omtalte Regel for Rundblade. Bladpladerne drejes altid saaledes, at de staa vandret og vendte med Fladen vinkelret mod det indfaldende Lys (jvfr. *Scutellaria*, S. 22). Skuddene faa derved Lighed med et finnet Blad.

Denne Skudform hører aabenbart hjemme paa aabent Terræn; den er ikke egnet til at have nogen Vegetation tæt over

<sup>1</sup> HERB. SPENCER gør opmærksom paa den Korrelation, der er mellem Bladstilkes oprette Stilling og Bladpladers kredsrunde Form; han anfører *Tropæolum* som Eksempel (l. c. S. 157). Her kan ogsaa mindes om de lignende Former, som findes hos *Nelumbo*, *Nymphæaceæ*, *Limnanthemum*, *Cabomba* o. a. Planter med Flydeblade, hvis Stilk er fæstet omtrent vinkelret paa Pladen.

<sup>2</sup> *Hedera* vokser ikke blot som Rodklatrer paa Træstammer og Klipper, men ogsaa almindeligt krybende paa Skovbunden ligesom *Glechoma*.

sig; bar Jord, solaabne Klipper eller Træstammer blive derfor fortrinsvis dens Voksepladser. Til den høre *de tropiske Epi-fyter og Klatreplanter*, til hvilke der ovenfor henvistes (S. 8).

Naar Levermosserne af Jungermanniaformen undtages, have vore Skove ikke mange Repræsentanter for denne Type, nærmest kun: (16) *Lysimachia nemorum* og *L. nummularia*, men den sidste i alt Fald findes dog fortrinsvis paa Skovenge eller fugtige Græsmarker, der støde op til Skove; ogsaa *Veronica officinalis* kan regnes herhen; af Vedplanterne hører *Linnæa borealis* herhen. Finnede Blade kunne i høj Grad efterligne en Gren med modsatte Blade, hvilke ved Belysningen ere blevne stillede i et Plan. Blandt Skovbundsarter, der saaledes ligne Nummulariatypen, kan nævnes: *Vicia sepium*.

Paa aabent Land have vi heller ikke mange Repræsentanter for denne Type, men nærmest herhen hører dog: (17) *Elatine*, *Peplis Portula*, *Herniaria*, *Veronica serpyllifolia*, *Hypericum humifusum*.

I tropiske Lande træffes flere, der ganske slutte sig til denne Type, og som, saa vidt jeg ved, høre hjemme især paa aaben, lysrig Bund, der ikke overdækkes tæt af anden Vegetation, f. Eks. Arter af: (18) *Evolvulus*, *Geophila*, *Euphorbia*.

**H.** *Lycopodium*-Typen kan nævnes i Sammenhæng med forrige, fordi Stænglerne have en lignende Stilling; men Bladformen er jo som bekendt vidt forskellig. Den er nærmest en Aabenlands-Form, i Skovene kun repræsenteret af *L. annotinum*, paa solaabne Steder af de andre Arter.

**J.** Den taraxacoïde Type kunde man benævne en Gruppe Planter, som ere *Rosetplanter med hele eller lidet ind-skaarne Langblade*. Bladet er sædvanligvis *aflangt og mere eller mindre spadeformet*, idet det hen mod Spidsen bliver jævnt bredere. Bladene ere sædvanlig *siddende eller dog kun kortstilkede*, og de gaa skraat opad og udad; de yderste kunne

være vandret udbredte, de inderste ret stejlt opadrettede, saaledes som det jo altid findes i de typiske Rosetter.

I Skovene træffes kun meget faa Planter af denne Type, af Dikotyledoner egentlig kun: (19) *Ajuga reptans*, *A. pyramidalis*, Arter af *Primula* (*P. elatior*, f. Eks., nærmer sig til Rundbladtypen), hvorimod Monokotyledonerne ere talrigere repræsenterede (*Allium ursinum*, *Convallaria majalis*, *Gagea*-Arter), men heller ikke saa typiske. Herhen kunde ogsaa *Orchis*-Arter o. a. Orkideer føres (se S. 20).

Derimod ere Rosetplanter af denne Type langt almindeligere i aabent Land; man træffer dem i Slægterne: (20) *Arnica*; *Arabis*; *Armeria*; *Bellis*; (*Brunella*; ikke typisk; ogsaa Skovplante;) *Capsella*; *Cichorium*; *Cirsium*; *Draba*; *Echium*; *Hieracium*; *Hypochaeris*; *Jasione*; *Knautia*; *Leontodon*; *Myosurus*; *Pinguicula*; *Plantago*; *Primula*; *Reseda*; *Samolus*; *Scorzonera*; *Sempervivum*; *Statice*; *Succisa*; *Taraxacum*; *Tragopogon*; *Verbascum*; foruden talrige Monokotyledoner.

At denne Type med dens forskellige Modifikationer er saa almindelig i aaben Mark og saa sjælden i Skovene, skriver sig for Dikotyledonernes Vedkommende for en stor Del derfra, at saa mange toaarige Planter høre herhen, og disse synes meget vanskeligt at trives i Skovene; navnlig vil en Bladroset af Langblade være uheldig, fordi den for let dækkes og hindres i Kulsyreassimilation af det nedfaldende Løv. Den eneste ægte toaarige (pleiokykliske) Plante i Skove har typiske Rundblade, nemlig *Lappa*.

**K.** Græsblad-Typen slutter sig til forrige Type. Hertil Rosetplanter med Langblade, men Bladene ere her meget lange, linjedannede, ligenervede, omskedende og stilkløse. De

<sup>1</sup> Løvdækket er utvivlsomt ogsaa Grunden til, at f. Eks. Bøgeskovens Bund er saa fattig paa Mosser; thi at Lyset ikke er for svagt for disse, ses deraf, at mange vokse paa Foden af Bøgestammerne, i slette Mosbundsskove endog talrigt paa Stammerne, og af at de kunne vokse i meget mørke Granskove.

staa bueformet udad bøjede, saa at Spidsen oftest er vendt nedad; oftest ere de snoede saaledes, at Undersiden kommer til at vende opad<sup>1</sup>. Hertil en Mængde Skovgræsser af Slægterne: (21) *Aira*, *Brachypodium*, *Festuca*, *Hordeum*, *Melica*, *Milium*, *Poa* o. a., og en Del Cyperaceer (*Carex silvatica* o. a.) og Juncaceer (*Luzula pilosa* o. a.). Visse Bøgeskove have en med et rigt Græstæppe dækket Skovbund.

Mellemformer mellem denne og forrige Type ere visse Liaceer og Orkideer.

Græsbladtypen er dog langt talrigere paa aaben Bund (omtrent 5—6 Gange talrigere).

**L.** Den juncoide Type kunde den kaldes, der er repræsenteret af *Juncus effusus*, som undertiden forekommer i Skovene, pletvis endog i Mængde, og af *Equisetum hiemale*, der vel alene findes i Skovene. Denne Type er langt almindeligere uden for Skoven; *den passer heller ikke til Skovens ovenfra, altsaa parallelt med dens Skud og Blade nedfaldende Lys.*

Alle i det foregaaende omtalte Planter havde *enkelte, hele* eller dog kun svagt indskaarne Blade. Det vil da ses, at LINDMAN kan have ganske Ret i, at der er *mange* Skovbunds- og Underskovsplanter med saadanne, og de kunne oven i Købet henføres til flere forskellige Typer. Men Hovedsagen er, at Tallet af dem bør sammenlignes *med Tallet af de med delte eller sammensatte*. At der ogsaa er en Mængde af disse, vil ses af det følgende. I øvrigt maa det erindres, at Arternes Antal ikke er den eneste Faktor, der kommer i Betragtning, men ogsaa Individmængden, hvilke Arter, der optræde i størst, Mængde og altsaa formentlig befinde sig bedst under de givne ydre Vilkaar — en Side af Sagen, som jeg her ikke har kunnet tage med i Betragtning.

<sup>1</sup> Jvfr. RAUNKLÆR, De danske Planters Naturhistorie, S. 649.

**M.** Delte og sammensatte Blade. Ogsaa blandt Planterne med saadanne Blade træffe vi den samme Modsætning mellem to Yderformer, Langblade (f. Eks. *Blechnum Spicant*, *Polypodium vulgare*, *Lastræa cristata*, *Valeriana*) og Rundblade (f. Eks. *Geranium silvaticum*, *Polypodium Dryopteris*), men Modsætningerne synes mig ikke saa gennemgribende; det synes nødvendigt for det dybt indskaarne Blad at have en Stilk af en vis, om end ikke synderlig stor Længde, og i Overensstemmelse dermed faar Pladen gerne en vis Brede, den bliver ægdannet eller hjertedannet eller faar en derhen sigtende Form. Nogle Nervationstyper forliges jo heller ikke med de sammensatte Blade, saa at ogsaa af denne Grund Mangfoldigheden bliver mindre.

Jeg forener derfor alle de indskaarne Blade i een Gruppe.

De Arter med stærkt delte eller sammensatte Blade, som optræde i vore Skove, høre navnlig til følgende Slægter:

(22) *Actæa*, *Aconitum*, *Adoxa*, *Ægopodium*, (*Agrimonia*<sup>1</sup>), (*Alchemilla*), *Anemone* (2), *Angelica*, *Anthriscus*, *Aquilegia*, *Astragalus*, *Cardamine* (3), (*Carum*), (*Chelidonium*), *Chaerophyllum*, *Cirsium*, *Corydalis* (5), *Dentaria*, (*Eupatorium*), *Fragaria* (2), *Geranium* (5—7), *Geum* (2), (*Hedera*), *Hepatica*, *Heracleum*, *Humulus*, *Lactuca (muralis)*, *Laserpitsium*, *Lathyrus* (2), *Malva* (2), (*Myrrhis*), *Orobus* (3), *Oxalis*, *Pimpinella*, *Potentilla* (5), (*Pulsatilla*), *Ranunculus* (4—5), *Rubus (saxatilis)*, *Sanicula*, *Spiræa*, *Thalictrum*, (*Torilis*), *Trifolium* (2), (*Trollius*), *Valeriana* (2), *Vicia* (7).

Og sluttelig mange Bregner; især ere følgende typiske Skovplanter:

(23) *Athyrium Filix femina*, *Lastræa Filix mas*, *L. spinulosa*, *Cystopteris fragilis*, *Polypodium Dryopteris* og *Phegopteris*, *Pteris aquilina*, *Struthiopteris germanica*. Mindre typisk Skov-

<sup>1</sup> I Parenthes sætter jeg, her som tidligere, Planter, som jeg ikke kan regne for typiske Led af den paagældende Gruppe.



bundsplante er *Polypodium vulgare*. Jeg regner 16 af vore Bregnearter at henhøre til Skovfloraen.

Hvad Skudbygningen angaar, høre de anførte Planter til ret forskellige Typer; mange af dem have en Grundbladrosset og en straktleddet Stængel, andre, som Bregnerne, have kun en Grundbladrosset. Hos Arterne med straktleddet Stængel ses det samme som hos *Trachelium*-Typen, nemlig at de nedre Blade ere større og mere langstilkede, og jo højere Bladene staa, desto mindre og mere kortstilkede ere de.

Nogle af de forekommende Bladformer ere afbildede omstaaende, Fig. 10 og 11.

Allerede af det anførte kan det ses, at Skovbunden ingenlunde er fattig paa Urter med dybt delte eller sammensatte Blade. Lægges de mere vedplanteagtige, *Rubus*- og *Rosa*-arterne, til, bliver Tallet endog ret betydeligt. Det er imidlertid *Forholdet* til det aabne Lands Flora, som er det afgørende for denne Sag; vi maa derfor kaste et kort Blik paa dette.

Antallet af Arter, der kunne regnes til vor Skovflora, er omtrent 400, medens Antallet af Arter, som søge de solaabne Steder, er c. 1000 (heri ere Sumpplanter, Engplanter, Græsmarkernes, Hedernes o. s. v. Arter medregnede); visse Familier optræde med et stort Antal Arter paa aabent Land og bidrage derved til at give dette den store Overvægt, f. Eks. Græs-, Kurvblomst-, Stargræs-, Skærmpilante-, Rublad-, Korsblomst-familierne o. fl.

Sammenlignes indenfor *Skovfloraen* Antallet af Arter med enkle eller kun lidet indskaarne Blade med Antallet af dem med dybt indskaarne, er *Forholdet* omtrent som 230:180 eller 4:3. Men sammenlignes paa den anden Side Antallet af de Arter med enkle og de med dybt indskaarne Blade, som findes paa *solaabne Steder*, bliver *Forholdet* nærmest 750:250 eller 3:1. Medens der altsaa i Skoven kun er c. en Tredjedel flere Planter med hele Blade end med indskaarne, er der c. tre Gange saa mange paa aabent Land.

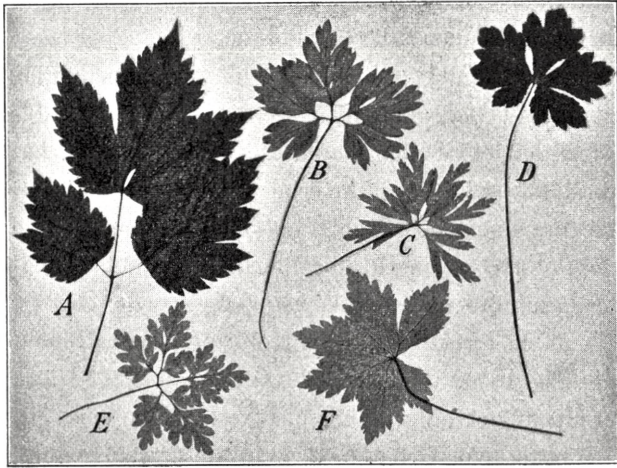


Fig. 10. A, *Actaea spicata*. B, *Anemone nemorosa*. C, *Anemone ranunculoides*. D, *Sanicula europaea*. E, *Geranium Robertianum*. F, *Geranium silvaticum*. (EUG. W.)

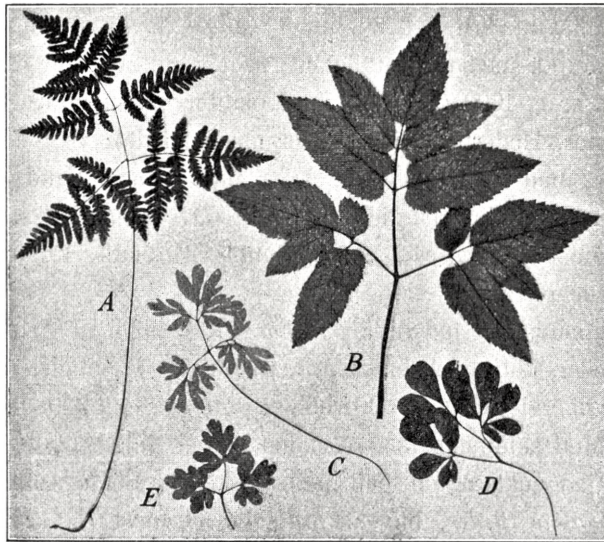


Fig. 11. A, *Polypodium Dryopteris*. B, *Aegopodium Podagraria*. C, *Corydalis cava*. D, *Corydalis pumila*. E, *Adoxa moschatellina*. (EUG. W.)

Disse Oversigter kunne naturligvis kun være rent skøns-mæssige, thi dels er det ikke altid let at sige, om en Plante snarest skal regnes til dem med indskaarne eller til dem med hele Blade, dels er det endnu vanskeligere at afgøre, om en Art nærmest skal regnes til Skovfloraen eller til det aabne Lands. En Mængde Arter ere f. Eks. knyttede til Skovene, men nærmest til Skovbrynet, Krat og Gærder, hvor der er meget mere Lys end i Skovenes Indre, og nogle Arter optræde baade i Skov og paa aabent Land, hvorfor de ere regnede to Gange<sup>1</sup>.

Men saa meget fremgaar dog, at *det er saa langt fra, at Skovfloraen er relativt fattigere paa Arter med indskaarne Blade, end det aabne Land, at den tværtimod er rigere*, hvilket paa Forhaand ogsaa maatte synes at passe bedst til Forholdene.

LINDMANS Hovedopgave er jo imidlertid at gøre opmærksom paa, at den samme Ejendommelighed, som saaledes skulde findes hos vor europæiske Skovbunds-Flora, genfindes i *den sydamerikanske*. Derfor ofrer han kun een Side paa de europæiske Skove, men henimod 14 paa de amerikanske. Det skal ogsaa her være ejendommeligt for Underskovens og Skovbundens Planter, at Bladpladerne med faa Undtagelser ere hele, helrandede og omtrent lancetdannede, hvortil slutter sig, at de ere læderagtige og mørkegrønne af Farve. Heller ikke

<sup>1</sup>) ANHEISSER'S Type, Planter med „aruncoide Blattspreite“ (Flora 87, S. 64; 1900), omfatter baade Skovplanter og aabent Lands Arter, baade Planter med Skyggeblade og med Solblade, baade Planter med delte eller sammensatte og med enkelte Blade.

ANHEISSER anfører, at alle Blade af den aruncoide Type i den dybe Skovskygge stille sig vandret mod det ovenfra kommende Lys. Det samme gøre sikkert de fleste andre; de stille sig lodret mod det indfaldende dæmpede Lys. *Majanthemum*'s og *Oxalis Acetosella*'s Blade, f. Eks., stille sig paa samme Maade med Pladen vandret og vinkelret paa Stilken, naar Lyset falder ned ovenfra, og vokse de f. Eks. paa en Skraaning og faa Lyset paa anden Maade end lige ovenfra, stiller Pladen sig mod dette, selv om den saa kommer til at staa lige i Forlængelse af Bladstilken eller Stængelen.

her er dog den til et virkeligt Bevis for det sagte *nødvendige Sammenligning* med det aabne Lands Plantevækst, Campos eller Savannevegetationen, foretaget. En saadan bør nødvendigvis foretages, om man skal blive overbevist om, at Skyggeblade fortrinsvis ere hele og enkle, og jeg skulde tro, at den forholdsvis let vil kunne lade sig udføre ved Hjælp af min Monografi „Lagoa Santa“. Jeg har her saa fuldstændige Lister over de enkelte Samfunds Planter, som man vist finder dem i nogen europæisk Lokalflora, og saa vidt jeg ved, eksisterer der ingen anden tropisk Lokalflora, der er saa fuldstændig som denne.

LINDMAN har vistnok Ret i, at Underskovens Buske, Halvbuske og Urter fortrinsvis have Blade af Langblad-Typen. Han nævner S. 20—22<sup>1</sup> en Del Eksempler paa saadanne Buske især af Familierne *Rubiaceæ*, *Myrtaceæ*, *Lauraceæ*, *Euphorbiaceæ*, *Combretaceæ*, *Rutaceæ* m. fl., som alle have „ungetheilte, lanzettliche Blätter“, elliptiske, ovale eller allerhyppigst „keilförmige oder obovat-lanzettliche (folia cuneata)“, hvis Længde er omtrent 10 Cm.; de ere horisontalt stillede. Hertil slutte sig mange Halvbuske og Urter af Acanthaceernes, Polygalaceernes, Violaceernes Familier o. fl., samt Stauder, saasom mange Solana, Commelinaceæ, Gramineæ. „*Das Schattenblatt dieser Urwälder zeigt also eine sehr geringe Differenzirung; der Blattpus ist ein Ausdruck für die Einförmigkeit des Standortes in physischer Beziehung*“ (l. c. S. 23).

De anførte Fakta ere rigtige nok. Man vil finde dem bekræftede ved at se mine Resultater i „Lagoa Santa“, hvor jeg (S. 295 ff.) nævner 300 Underskovsbuske; naar undtages nogle Cæsalpiniaceer og Mimosaceer, nogle Euphorbiaceer, Malvaceer, Oxalidaceer og nogle faa andre, har hele den store Mængde af Arter de omtalte Bladformer; nogle af de fremherskende Familier have jo overhovedet *kun* enkle og helrandede Blade.

<sup>1</sup> I LINDMANS interessante Bog, Vegetationen i Rio Grande do Sul (Stockholm 1900), findes f. Eks. S. 130—132 ogsaa Angivelser i samme Retning.

Jeg nævner endvidere S. 300—302 omtr. 400 Arter af Skovbundsarter, og de allerfleste af disse have den samme enkle Bladform, men her findes dog henimod 90 Bregner, ja Polypodiaceerne ere endog den talrigste Familie, idet den udgør 18,5 % (hvorefter følge Gramineæ med 10,7 %, Compositæ og Orchidaceæ med 6,0 %, Euphorbiaceæ og Acanthaceæ med 5 % o. s. v.).

Det er utvivlsomt, at der i flere Henseender er stor Forskel mellem de vegetative Typer i Troperne (særligt tænker jeg paa Brasilien) og i vort middelvarme Klima; der er saaledes f. Eks. *hos os relativt flere Typer af Urter med Rhizomer, navnlig vandrette Jordstængler og Udløbere, end i den tropiske Natur, medens denne har mange flere Buske og Halbuske*. Der er aabenbart ogsaa en Forskel i Henseende til Bladformerne, thi i Troperne har, saa vidt jeg kan skønne, et relativt langt større Antal Skovplanter enkelte Blade end dybt indskaarne; af de sidste ere næsten kun Bregnerne at nævne<sup>1</sup>.

Hvad det her imidlertid kommer an paa at vise, er, at der er „ein Schattenblatttypus“, at Forholdet mellem Planter med enkle og med delte eller sammensatte Blade er anderledes i Skoven end paa det solaabne Land (Campos, Savanner, Græsmarker o. s. v.), og at man virkelig har Grund til at antage, at Skovenes Skygge<sup>1</sup> har haft Dannelsen eller en hyppigere Forekomst af et „Schattenblatt“ til Følge, der er „Ausdruck für die Einförmigkeit des Standortes in physischer Beziehung“. Og dette er ingenlunde godtgjort. Thi dertil fordres *som Grundlag en Sammenligning* mellem Forholdet paa de forskellige Lokaliteter, saaledes som jeg ovenfor har skizzeret for Danmarks Vedkommende, og denne Sammenligning har LINDMAN ikke givet. Den lader sig utvivlsomt udføre ved at benytte mine i „Lagoa

<sup>1</sup> Dette stemmer godt med de Resultater, til hvilke GASTON BONNIER er kommen ved Sammenligning af Floraen om Paris og om Toulon. De mediterrane Planter ere mere forveddede, deres Blade bredere, tykkere og mindre indskaarne, have færre og mindre spidse Tænder. (Comptes rendus, t. 129, p. 1207.)

Santa“ gjorde Angivelser. Jeg overlader Bevisførelsen til Dr. LINDMAN, men skal blot anføre, at efter et løst Overblik over Forholdet maa jeg antage, at det i *Campos* er omtrent  $\frac{1}{3}$  af Arterne, der have delte eller sammensatte Blade<sup>1</sup>, og at omtrent det samme gælder for Skovens Flora; den Rolle, som Bregnerne spille i Skovene, den spille Leguminoserne paa Campos.

Jeg betragter saaledes ingenlunde Grundlaget for LINDMANS Argumentation som paa nogen Maade bevist; en Følge er det da, at der endnu mindre er givet noget Bevis for den Sætning, at Skyggen og Ensformigheden af de fysiske Forhold i Skovene præge Løvbladernes Former, idet de give dem større Enkelhed i det ydre. En helt anden Sag er det jo, at Skyggen frembringer større Flader, og at i stærkt Sollys Fladerne reduceres, foruden at indre, anatomiske Forskelligheder følge med en forskellig Belysning.

Der kan derimod nok paapeges enkelte Skudformer eller Bladformer, som synes at passe bedre til aabent, lysrigt Terræn med lav Vegetation end til Skovens Skygge og omvendt, men ogsaa dette er jo noget andet end Lindmans og Gre-villius's „Schattenblatttypus“. Saaledes vistes ovenfor, at det langstilkede Rundblad ikke blot er det gunstigste Blad for Slyngplanter og mange andre Lianer, men at den samme Form genfindes hos krybende Planter i høj Vegetation, f. Eks. mellem Græs eller faldent Løv (Gruppe 14—15) eller i Vand (Flydebladene, S. 30); og ligeledes træffes den udpræget hos Grundbladene af *Trachelium*-Typen (Gruppe 12—13, S. 27—28), der jo leve under lignende Kaar. Det langstilkede Rundblad træffes i øvrigt hos mange andre Planter udenfor dansk Natur, baade i Skov, f. Eks. *Cyclamen*, og paa aabent Land, f. Eks. *Soldanella*, og passer her utvivlsomt godt til Forholdene. Mindre indlysende er Betydningen af de brede Blade i *Circæagrupper* (S. 16).

<sup>1</sup> S. 204—207 giver jeg en Oversigt over 554 Camposurter; omtrent  $\frac{1}{3}$  have sammensatte eller delte Blade. S. 219—220 nævner jeg Camposbuskene: af c. 170 er der næppe mere end 20 med saadanne Blade.

Paa den anden Side er der Skudformer og Bladformer, der aabenbart passe bedst til en Bund med lav Plantevækst, f. Eks. den taraxacoide Type (Gruppe 19—20, S. 32) med dens kortstilkede Langblade, den juncoide Type (S. 33), Nummularia-Typen (S. 30).

Men for mange andre Skud- og Bladformers Vedkommende indser jeg ikke Forbindelsen mellem Skud- eller Bladform og Voksested. Forholdene ere sikkert ogsaa for indviklede til, at et enkelt Hensyn kan give den hele Forstaaelse.



## NOTE SUR LES FORMES DES FEUILLES

PAR

EUG. WARMING

## RÉSUMÉ

Trois facteurs concourent à donner aux feuilles leurs formes diverses: leur travail physiologique, les conditions dans lesquelles elles vivent, enfin, la parenté qui détermine des formes-types dont l'explication est provisoirement impossible. GRANT ALLEN, par exemple, s'est déjà prononcé sur ce sujet (comp. p. 3, note). Aux nombreux travaux concernant la morphologie foliaire (voy. p. 4), le Dr C. A. M. LINDMAN, de Stockholm, vient d'en ajouter un nouveau (p. 4, note) qui me suggère quelques remarques.

## I. Les feuilles des lianes.

FOTHERGILL, H. SCHENCK, GRANT ALLEN, WARMING (conf. p. 4, 5) ont déjà fait remarquer que ces feuilles appartiennent à un type commun: elles possèdent un limbe large, plus ou moins cordé, à pointe dirigée vers le bas. Il n'existe que peu d'exceptions: le type *Vicia*, par exemple. LINDMAN a ajouté de nouvelles observations sur ce sujet et a le mérite de rechercher une explication de cette forme commune aux feuilles des lianes. Il explique *la position verticale du limbe* par le fait que les lianes se trouvent en contact immédiat avec un support et reçoivent, par conséquent, une lumière latérale. Cette explication, pourtant, n'est pas absolument convaincante (comp. diverses espèces de *Marcgravia*, *Ficus stipularis* et autres espèces semblables; p. 6). Il admet que *la grande largeur du limbe* est nécessaire pour rendre la transpiration considérable et amener aux lianes la quantité voulue d'eau et de sels



minéraux (p. 6, note). Cet argument aussi me semble sujet à caution. L'intervention de la transpiration dans l'ascension de la sève est, en effet, encore beaucoup discutée. LINDMAN n'a, d'ailleurs, fait aucune expérience ni même signalé aucune particularité anatomique qui indiquerait une transpiration intense des feuilles des lianes. Au contraire, j'ai fait remarquer dans „Lagoa Santa“ (p. 7, note; mon travail est accompagné d'un résumé français étendu), que beaucoup de lianes du Brésil possèdent une structure propre à prévenir une forte transpiration. D'après moi, la grande surface foliaire sert surtout à l'assimilation de l'anhydride carbonique. LINDMAN cherche l'explication *de la base cordée de la feuille* dans l'utilisation de l'espace disponible; ce serait la plus avantageuse par suite de la position pendante des feuilles. *L'extrémité souvent rétrécie du limbe* doit, suivant LINDMAN, parfois être considérée comme „pointe de dégouttement“.

Mais LINDMAN a négligé une particularité importante offerte par les feuilles des lianes du type cordé ordinaire: la grande longueur du pétiole. Or, il existe une corrélation entre cette longueur d'une part et la grande largeur, comme aussi la forme cordée du limbe, d'autre part. FOTHERGILL a observé cette corrélation (comp. p. 9). Nous pouvons grouper les feuilles en deux grandes catégories qui ne sont, naturellement, pas nettement séparées: les *feuilles rondes* et les *feuilles longues*. GRANT ALLEN a déjà aperçu cette distinction (p. 10), mais A. BEKETTOFF est peut-être le seul qui ait examiné le fait d'une façon minutieuse et précise. Ses conclusions, qui sont citées p. 11, feront ressortir clairement les différences. Les arbres et arbustes vulgaires du Danemark qui sont énumérés dans les groupes 1 et 2, p. 10, peuvent servir d'exemples: au groupe 1 appartiennent les espèces à feuilles rondes, au groupe 2 celles à feuilles longues. Les feuilles de lianes appartiennent au groupe des feuilles rondes et cette forme leur est probablement la plus utile parce que, leur tige se trouvant d'ordinaire en contact avec un support ou s'entrelaçant avec d'autres plantes volubles, les limbes foliaires doivent, autant que possible, se trouver éloignés de la tige, posséder, par conséquent, des pétioles longs. C'est en corrélation avec ce caractère que le limbe devient large (cordiforme, réniforme, etc.). Et l'extré-

mité de la feuille sera avantageusement dirigée vers le bas afin que la face supérieure de l'organe soit ainsi exposée à la lumière latérale.

Certaines plantes grimpant au moyen de leurs racines et qui se rapprochent des épiphytes (comp. p. 8, en haut), ou les Papilionacées, *Cobaea*, etc. munies de vrilles à l'extrémité de leurs feuilles, ainsi que *Lonicera Periclymenum*, s'éloignent de cette structure habituelle. Les lianes danoises sont réunies à la page 12, dans le groupe 3.

## II. Formes foliaires chez les plantes du sous-bois.

LINDMAN et GREVILLIUS (comp. p. 13) constatent que les feuilles qui se trouvent dans l'ombre profonde d'une forêt épaisse, présentent des formes très simples et possèdent, notamment, des limbes indivis; GREVILLIUS parle même d'un type de „feuille d'ombre“ („Schattenblatt“). Je doute que cela soit exact et dois faire remarquer qu'une preuve ne pourrait être fournie qu'à la suite d'une comparaison statistique entre la végétation du sous-bois et celle des lieux découverts: c'est ce que n'ont tenté ni LINDMAN ni GREVILLIUS. Si réellement la forêt abrite une proportion d'espèces à feuilles simples plus considérable que les lieux éclairés en dehors de la forêt, alors surgit la question: pourquoi en est-il ainsi? Et aucun des deux auteurs ne cherche à y répondre.

Afin d'examiner la chose d'un peu plus près, j'ai essayé une esquisse d'ensemble relative à la flore danoise, esquisse qui ne peut, naturellement, être très précise parce que les conditions, dans la nature, manquent elles-mêmes de précision. En particulier, il peut être difficile de décider si une plante appartient à la flore forestière ou non, et il est des forêts dans lesquelles règnent de grandes différences quant à l'intensité de l'éclairage du sol et, par le fait même, des différences dans la composition et la richesse de la flore. L'appréciation individuelle exercera ici une grande influence aussi longtemps qu'on ne disposera pas d'observations photométriques exactes, telles que WIESNER les a commencées.

Je trouve que 400 espèces environ de nos plantes vasculaires danoises appartiennent à la flore des forêts et 1000 à celles des terrains découverts et pleinement éclairés. Dans

les bois, il existe approximativement 230 espèces avec feuilles simples ou peu découpées, 180 avec feuilles divisées ou composées; le rapport est donc de 4 : 3. Dans les lieux découverts, on compte à peu près 750 espèces à feuilles simples, 250 à feuilles divisées ou composées; la proportion est ici de 3 : 1. Les stations découvertes possèdent donc 2 à 3 fois autant d'espèces à feuilles simples que les stations ombragées, — résultat contraire de celui de LINDMAN.

Pour ce botaniste, le point essentiel était de montrer que le sol des forêts de l'Amérique méridionale est surtout riche en plantes à feuilles indivises. Il a raison en ce sens qu'il existe là une quantité d'arbrisseaux, de sous-arbrisseaux et d'herbes avec feuilles simples et entières appartenant aux familles des Rubiacées, Myrtacées, Lauracées, Euphorbiacées, Combretacées, Rutacées, Acanthacées, Polygalacées, Commelinacées, etc. Cela ressort d'ailleurs aussi de mon travail sur „Lagoa Santa“ (p. 295, 300), où j'ai énuméré 300 arbrisseaux et 400 plantes herbacées du sous-bois, et la très grande majorité ont des limbes simples, lancéolés, elliptiques, etc. (feuilles longues); mais il s'y trouve aussi, par exemple, 90 Fougères. Sans doute, il y a certaines différences entre les types de végétation dans les pays tropicaux et nos climats tempérés; ainsi, nous possédons relativement plus de types herbacés à rhizomes et, spécialement, à rhizomes horizontaux et stolons, tandis que les pays tropicaux sont plus riches en arbrisseaux et sous-arbrisseaux. Il me semble aussi que les forêts tropicales possèdent, exception faite des arbres, un nombre relativement plus grand de plantes forestières à feuilles simples qu'à feuilles fortement découpées. Mais il n'en résulte pas encore qu'il existe en réalité un type de „feuille d'ombre“. Une comparaison avec la flore des lieux découverts — notamment des *Campos* ou des Savanes — serait pour cela nécessaire. Une telle comparaison est réalisable au moyen des listes floristiques qui figurent dans mon mémoire sur „Lagoa Santa“, mais je laisse à Monsieur le Dr LINDMAN le soin de faire ce travail, me bornant à signaler que je dois admettre, à la suite d'une évaluation très sommaire, que  $\frac{1}{6}$  des espèces des *Campos* environ ont des feuilles divisées ou composées et que la même chose se constate pour les forêts. Les Légumineuses jouent,

dans les *Campos*, le même rôle que les Fougères dans les bois.

Dans mon présent petit travail, j'ai d'ailleurs classé les espèces de la flore sylvestre danoise d'après la structure des pousses et la forme des limbes. Je les ai groupées comme suit :

**1. Plantes ligneuses** (p. 15). Environ 100 espèces. Parmi les 20 arbres, 2 seulement (*Fraxinus excelsior*, *Sorbus Aucuparia*) possèdent des feuilles composées. Ceci est un trait caractéristique de la nature septentrionale comparée à celle du Brésil : des 383 arbres forestiers environ croissant autour de Lagoa Santa, environ  $\frac{1}{3}$  ont des feuilles composées. Cette proportion a une grande importance au point de vue de l'éclairément à l'intérieur de la forêt. De l'ensemble des arbrisseaux et sous-arbrisseaux danois, la moitié environ sont pourvus de feuilles composées (*Rubus*, *Rosa*, *Sambucus*). Parmi les autres, qui sont à feuilles entières, 7 espèces seulement appartiennent au type des feuilles rondes (groupe 4, p. 15), tandis que la majorité se rangent dans le type des feuilles longues (groupe 5, p. 15—16).

**2. Plantes herbacées.** On peut établir les groupes suivants reliés, naturellement, par des transitions :

A. Type *Circaea* (groupe 6, p. 17). Tige verticale, à entre-nœuds longs, sans rosette foliaire, à feuilles opposées avec pétioles divariqués et limbes plus ou moins ovalaires à base échancrée en cœur (fig. 1, *A* à *H*). Un éclairément favorable est obtenu ici pour toutes les feuilles, de la même manière que la fig. 2, p. 18, l'indique pour les tiges d'*Acer*. C'est un type essentiellement sylvestre (comp. fig. 3) auquel se rattachent aussi, par exemple, *Aristolochia Clematitis*, *Lunaria rediviva*.

B. Type *Melandrium* (groupe 7, p. 19). Tige verticale, à entre-nœuds longs, sans rosette foliaire typique, à feuilles longues, sessiles ou courtement pétiolées. Chez quelques espèces, les feuilles supérieures des pousses se rapprochent et forment une mosaïque foliaire (*Trientalis*, *Mercurialis perennis* fig. 4, *Paris quadrifolia*). Chez *Impatiens noli tangere*, toutes les feuilles des pousses sont éclairées, grâce à leur disposition spéciale, comme il ressort de la fig. 5 : elles sont, d'après leur niveau d'insertion, désignées par les lettres *A* à *L* et ont le

pétiole d'autant plus court qu'elles sont insérées plus haut. Chaque rameau axillaire est tourné de côté, en sens horizontal, de manière à former avec le pétiole correspondant un angle de 20—75°. (Le rameau 1 appartient à la feuille *A*, le rameau 2 à la feuille *B* et ainsi de suite.) Sur une même pousse, tous les rameaux sont déjetés du même côté, à savoir le côté cathodique. — Ce type se rencontre aussi dans les endroits découverts et même chez un nombre plus grand de genres (groupe 8, p. 22). Ceci s'explique peut-être en partie par ce fait que beaucoup de plantes appartenant à ce type sont annuelles et de telles plantes ne prospèrent pas dans les bois.

C. Type *Monotropa* (groupe 9, p. 23). Type de pousse en rapport avec le saprophytisme ou le parasitisme.

D. Type *Asperula* (groupe 10, p. 23). Représenté par *Asperula odorata* et peu d'autres. Entre les feuilles étroites et longues, verticillées, la lumière descend d'étage en étage (comp. GRANT ALLEN cité p. 22—23). Le genre *Equisetum* s'y rattache au point de vue biologique. Fig. 6 montre les différences de forme et de taille entre des exemplaires d'*Equisetum maximum* croissant à l'ombre (*A*, *B* et la jeune pousse *C*) et d'autres croissant en plein soleil, à la lisière du bois (*D* et la jeune pousse *E*). Comparez aussi la figure p. 19, qui représente un sous-bois avec *Equisetum silvaticum*.

E. Type *Trachelium*. Tige verticale, à entre-nœuds longs, rosette composée de feuilles rondes, longuement pétiolées (fig. 7 *A*, *B*, *C*, *E*, *F*); les feuilles supérieures passent souvent graduellement à la forme longue (fig. 8). Ici se place le groupe 12, p. 27—28 dont tous les représentants ne sont pas également typiques (comp. GRANT ALLEN cité p. 28). Fig. 9 représente le tapis d'un bois de hêtres, au mois d'août, avec rosettes foliaires de *Pulmonaria officinalis*; des pousses d'*Impatiens noli tangere*, de *Circaea lutetiana* et de *Fraxinus* s'y aperçoivent également.

Ce type se rencontre aussi abondamment sur les terrains découverts (groupe 13, p. 28).

F. Type *Glechoma*. Tige à entre-nœuds longs et feuilles rondes, mais couchée et rampante: groupe 14, p. 30; fig. 7 *G*, *H*; en dehors des forêts: groupe 15, p. 30.

A ce type se rattachent les lianes: comp. p. 30 et 12.

G. Type *Nummularia*. S'éloigne du précédent par le

fait que les feuilles, très larges, arrondies ou ovales, sont brièvement pétiolées. Très peu d'espèces dans les forêts (groupe 16, p. 31) si l'on en excepte les Hépatiques à aspect de *Jungermannia*. C'est un type qui végète mal sur le sol forestier et qui appartient bien plutôt aux endroits découverts (groupe 17, p. 31). Beaucoup d'épiphytes tropicaux (comp. p. 8) et de plantes qui rampent sur les rochers ou sur le sol (groupe 18, p. 30) viennent aussi se ranger dans ce type.

H. Type *Lycopodium*. N'est représenté dans les forêts que par *Lycopodium annotinum*, tandis qu'on rencontre plusieurs autres espèces dans les lieux découverts.

I. Type taraxacoïde. Plantes à rosette composée de feuilles longues, le plus souvent plus ou moins spatulées ou obovales-cunéiformes, sessiles ou très brièvement pétiolées. Peu abondant dans les bois (groupe 19, p. 32), bien plus répandu dans les terrains découverts (groupe 20, p. 32). Ceci tient probablement au fait que beaucoup de plantes qui appartiennent à ce type sont bisannuelles; or celles-ci ne prospèrent pas dans les forêts, peut-être parce que les conditions d'éclairage leur sont défavorables et que les feuilles tombées sont nuisibles aux rosettes foliaires.

K. Type graminacé. Se rapproche du précédent dont il diffère surtout par la forme des organes assimilateurs. Les feuilles larges des Graminées forestières sont d'ordinaire courbées élégamment et tordues de telle façon que la face morphologiquement inférieure est dirigée vers le haut: RAUNKJÆR (p. 33, note) a communiqué, à ce propos, des observations dans son grand ouvrage, richement illustré, sur l'histoire naturelle des Phanérogames danoises. Appartiennent à ce type: beaucoup de Graminées et d'autres plantes (groupe 21, p. 33).

L. Type juncoïde. Représenté par *Juncus effusus* et *Equisetum hiemale*. Ce type ne convient pas à la lumière qui tombe verticalement dans les bois; aussi est-il bien plus fréquent en dehors des forêts.

M. Espèces à feuilles divisées ou composées. Le contraste entre la forme ronde et la forme longue des feuilles n'est pas ici aussi marqué que chez les espèces à feuilles simples (types A à L). C'est pourquoi je réunis toutes les espèces en un groupe unique, bien que la forme de la pousse soit

très variée. A ce type appartiennent: parmi les Phanérogames, le groupe 22, p. 34, et parmi les Cryptogames, le groupe 23, p. 34. Voir pour leurs formes foliaires, fig. 10 et 11, p. 36.

---

De ce qui précède, il résulte que l'on peut, à la vérité, signaler certaines formes de pousses et de feuilles qui conviennent aux terrains découverts, ensoleillés, mieux qu'à l'ombre des forêts ou à d'autres endroits à végétation élevée, et réciproquement. La feuille ronde, longuement pétiolée, par exemple, n'est pas seulement la forme la plus favorable pour les plantes volubles et autres lianes, mais aussi pour des espèces à tige rampante qui croissent au milieu des herbes, ou parmi d'autres végétaux, ou sur le sol des forêts couvert de feuilles tombées (groupes 14, 15), ou encore dans l'eau (espèces avec feuilles flottantes; voyez p. 30, note). De même, on rencontre cette forme dans les rosettes foliaires du type *Trachelium* (groupes 12, 13), qui s'observe dans des conditions semblables. Beaucoup d'autres plantes, avec une structure différente des tiges et appartenant à d'autres flores, par exemple *Cyclamen*, *Soldanella*, viennent se placer ici; les longs pétioles élèvent les limbes vers la lumière.

D'un autre côté, le type taraxacoïde (groupes 19, 20), par exemple, avec ses feuilles longues en rosette et brièvement pétiolées; le type juncoïde avec ses organes assimilateurs cylindriques et verticaux (p. 33); le type *Nummularia* avec ses tiges rampantes et ses feuilles rondes, courtement pétiolées (p. 30), sont très mal adaptés aux conditions de la vie dans les bois ou parmi une végétation plus élevée et dense: c'est pourquoi on les rencontre beaucoup plus rarement dans les forêts que dans les lieux découverts.

En tout cas, une relation entre la forme foliaire et la station n'est guère démontrable.