

Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen.

Von

K. Goebel.

I.

In meinen pflanzenbiologischen Schilderungen¹⁾ habe ich zu zeigen versucht, dass bei den Gestaltungsverhältnissen der Kakteen zweierlei Factoren eine Hauptrolle spielen: einmal die (der Transspirationsverminderung dienende) Oberflächenverringering, andererseits eine, bei vielen Formen nachweisbare, die Assimilation fördernde Oberflächenvergrösserung. Diese letztere tritt auf theils in der Form der Abflachung radiär angelegter Sprosse, theils durch Vorsprünge in Form von Höckern (Mamillarien, einige *Opuntia*- und *Echinocactus*-Arten) oder von Rippen (*Echinocactus*-Arten, *Melocactus* u. a.). Die Abflachung kann erfolgen unter Beibehaltung der ursprünglichen radiären Struktur, wie bei den flachgliedrigen *Opuntien*, oder indem von den angelegten Rippen nur zwei sich entwickeln (*Phyllocactus*, *Epiphyllum* u. a.), wobei sich zeigen liess, dass namentlich die Keimpflanzen in einer Anzahl von Fällen das ursprüngliche Verhältniss deutlich zeigen (vgl. die Abbildungen Fig. 55 auf S. 103 und Fig. 4 auf Taf. I a. a. O.).

Es lag nun die Frage nahe, ob diese Oberflächenvergrösserung eine erbliche, inneren Ursachen zuzuschreibende ist, oder eine durch äussere Factoren, speciell das Licht, bedingte. Hatte doch schon *Sachs*²⁾ gefunden, dass die Sprosse von *Opuntia* im Finstern schmal, fadenförmig werden, „bei kräftiger einseitiger Beleuchtung dagegen ihre normale flache Gestalt so ausbilden, dass die Flächen rechtwinkelig zum einfallenden Strahl stehen (a. a. O. p. 535)“, und derselbe Forscher weist ausdrücklich auf die allgemeine Bedeutung derartiger Fragen hin, indem er (Vorlesungen p. 545) sagt, „dass die Pflanzen die Formen und

1) I. Theil, Marburg 1889.

2) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie II. Aufl., 1887, p. 535.

die Lebensweise darbieten, die der Botaniker studirt, das muss zum grossen Theil durch die beständige Einwirkung von Schwere und Licht hervorgerufen sein. Manche dieser Wirkungen können wir jetzt noch künstlich hervorrufen oder verhindern, andere aber sind vollständig erblich und constant geworden. Offenbar liegt eines der fruchtbarsten Gebiete botanischer Forschung gerade hier vor uns.“ Es braucht wohl kaum hervorgehoben zu werden, dass diese Fragestellung und Auffassung ganz wesentlich verschieden ist, von der welche Vöchting¹⁾ in hypothetischer Weise über die Entstehung der mit Phyllocactusähnlichen Flachsprossen versehenen Rhipsalis-Arten früher dargelegt hat. Derselbe ging aus von *Rhips. paradoxa*, einer Form mit alternirend dreikantigen Gliedern, was, wie ich in den „Schilderungen“ gezeigt zu haben glaube, desshalb nicht thunlich ist, weil diese Form zweifellos selbst eine abgeleitete ist, worauf unten noch kurz zurückzukommen sein wird. Vöchting sagt (a. a. O. p. 423): „Denken wir uns eine *Rhipsalis paradoxa*, bei welcher die alternirende Stellung in eine einfache $\frac{1}{3}$ Stellung übergang, bei welcher die Kanten etwas schärfer, flügelartig ausgebildet, ununterbrochen verlaufen, so ist eine Form, wie sie der Beschreibung nach *Rh. trigona* darstellt, fertig. Stellen wir uns nun weiter vor, dass an dieser unter dem Einfluss der natürlichen Zuchtwahl²⁾ zweierlei Sprosse gebildet wurden, die schon vorhandenen dreikantigen, und an diesen breitere, zweiflügelige, so ist die Grundlage für die *Alatae* gelegt. — Denken wir uns an den aufrechten Gliedern horizontal oder geneigt abstehende gebildet, von denen ein Theil zwei Flügel der intensivsten Beleuchtung zu, den dritten davon abkehrt, so liegt nichts näher, als dass die dem Lichte zugekehrten Flügel eine stärkere Ausbildung erhalten, als der dritte, davon abgewandte. Stellen wir uns nun vor, dass dieser Vorgang in accumulirter Weise fortgesetzt werde, denken wir uns, dass die beiden dem Lichte zugekehrten Flügel allmählich um 180° auseinander rücken, während der dritte mit beiden nur je 90° bildet; — Fälle, die sich thatsächlich beobachten lassen — dass der letztere, nachdem er immer nutzloser geworden, schliesslich auch der Anlage nach ausbleibt, so ist die Entstehung der *Alatae* aus der

1) Vöchting, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen, Pringsheim's Jahrb. IX, p. 327 ff.

2) In einer Anmerkung sagt V., dass er dahingestellt sein lasse, ob die natürliche Zuchtwahl zur Erklärung der besprochenen Formänderungen genüge, meint aber, es sei möglich, ja wahrscheinlich, dass sie bei Hervorbringung der alaten Formen den wichtigsten Factor abgegeben habe.

Gruppe der Angulosae klar ersichtlich“. Hier ist dem Lichte also in keiner Weise eine directe Rolle bei der Oberflächenvergrößerung zugewiesen, vielmehr eine allmähliche Züchtung derselben angenommen, eine Anschauung, welche Vöchting später verlassen hat. Wenn Vöchting in seiner unten anzuführenden späteren Abhandlung bezüglich der Entstehung der alaten Rhipsalisformen aus mehrkantigen von seiner früheren Arbeit sagt: „Ich nahm an, dass bei dem Umgestaltungsvorgange die Wirkung des Lichtes eine grosse Bedeutung gehabt habe“, so wird der Leser der Rhipsalis-Abhandlung von einer „Wirkung“ des Lichtes wohl kaum in dem oben angeführten Citate etwas gefunden haben; wäre eine solche stipulirt (wie dies von Sachs [vgl. die Anmerkung auf Seite 99] schon längere Zeit vor dem Erscheinen der Rhipsalis-Arbeit Vöchting's geschehen war), so könnte der Autor doch wohl kaum als wahrscheinlich hinstellen, dass die natürliche Zuchtwahl bei Hervorbringung der alaten Formen den wichtigsten Factor abgegeben habe; auch an anderer Stelle (p. 426 a. a. O.) sagt er ausdrücklich, „dass die Zuchtwahl den Stamm der Rhipsalideen an die verschiedensten Lebensverhältnissen „anpasste“, und nach und nach die differenten Formen erzeugte, welche die Gruppe darbietet.“

Dass nun aber die Sachs'sche Anschauung betreffs der Flächenvergrößerung der Kakteen durch directe Lichtwirkung die richtige, und der von Vöchting als wichtigster Factor vermuthete Kampf ums Dasein nur von indirecter Bedeutung sei, war um so wahrscheinlicher, als schon vor 10 Jahren Janczewski für gewisse Orchideenwurzeln ganz Analoges nachgewiesen hatte.¹⁾ Bekanntlich zeigen die dem Lichte ausgesetzten Luftwurzeln mancher Orchideen, am auffallendsten wohl einige Phalaenopsis und Sarcanthusarten, auf der Oberseite eine Abflachung, verbunden mit einem dorsiventralen Bau. Selbst bei Taeniophyllum nun, bei welchen die bandförmig abgeflachten und dadurch dem Lichte eine grössere Oberfläche bietenden Wurzeln die einzigen Assimilationsorgane sind (vgl. Schilderungen I, p. 194), ist, wie ich mich überzeugte, der Vegetationspunkt radiär gebaut, die Abflachung erfolgt wie bei Opuntia im Verlaufe der Einzelentwicklung. Dabei lässt sich wenigstens für einige Orchi-

1) Janczewski, Organisation dorsiventrals dans les racines des Orchidées. Anm. d. sc. nat. bot. 1885, VII. sér. t. 2; vgl. auch Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen I p. 197, II p. 351, wo auch darauf hingewiesen ist, worauf die Abflachung der Unterseite derartiger Wurzeln beruht.

deeluftwurzeln zeigen, dass die Flächenvergrößerung dieser Wurzeln eine directe Lichtwirkung ist, während sie bei andern erblich geworden ist. Innerhalb eines und desselben Verwandtschaftskreises und bei einem und demselben Organe finden sich also die beiden von Sachs hervorgehobenen Fälle verwirklicht.

Ausgehend von den genannten Thatsachen und Gesichtspunkten habe ich vor 6 Jahren eine Reihe von Untersuchungen begonnen, über die Entwicklung flächenförmig verbreiteter Sprossachsen im Dunkeln. An einer ausführlichen Veröffentlichung hinderten theils äussere Umstände, theils die Thatsache, dass manche der betreffenden Pflanzen eine streng periodische Entwicklung haben und man deshalb ein Jahr warten muss, wenn man den richtigen Zeitpunkt des Austreibens der Knospen verpasst hat. Ein kurzer Bericht über das allgemeine Ergebniss wurde zu Anfang des vorigen Jahres gegeben.¹⁾ „Among the *Opuntias* there are some species which possess cylindrical shoots, others again in which they are quite flattened; the former are clearly the more primitive and if the more flattened *Opuntias* are exposed to less intense light, they besome cylindrical. In every case the apex is cylindrical but in many kinds it soon gives rise to a flattened axis under the influence of light; but if the transforming agency is removed the original nature of the shoot becomes manifest. Similar results were obtained with *Mühlenbeckia platyclada* and other plants.“

In seiner eingehenden Besprechung der „Photomorphosen“ hat Sachs²⁾ auf die vorliegende Frage und die einschlägigen Thatsachen hingewiesen. Er sagt u. a.: „Ganz ähnlich verhalten sich die Flachspresse mancher Kakteen (z. B. des *Cereus phyllanthoides* u. a.), die im finstern Raume austreibend, prismatisch, stielförmig werden, wie ebenfalls G o e b e l beschreibt und ich selbst vor vielen Jahren gesehen habe.“³⁾

1) On the study of adaptations in plants *Science progress* Vol. I Nr. 2 p. 180 u. 186.

2) *Flora* 1894 pag. 231 ff.

3) In der Abhandlung „Ueber den Einfluss des Tageslichtes auf Neubildung und Entfaltung versch. Pflanzenorgane (Bot. Zeit. 1860, abgedr. in Sachs, gesammelte Abhandlungen I pag. 179 ff.) finde ich (a. a. O. pag. 204) aufmerksam gemacht durch die obige Bemerkung in der „*Flora*“ Folgendes: „Die im Finstern gebildeten Sprosse von *Cactus speciosus* hatten meist kürzere Internodien, als die am Licht und zugleich machte sich die blattartige Natur dieser Stammgebilde dadurch geltend, dass sie sich im etiolirten Zustande niemals flach ausbreiteten, sondern schmal zwei- bis dreikantig blieben. Die blattartige Entwicklung der grünen Rinde scheint hier wesentlich vom Licht abzuhängen.“ Dass es sich bei „*Cactus speciosus*“ um einen *Phyllocactus* (vermuthlich um einen Bestand mit *Cereus*) handelt, kann nicht zweifelhaft sein.

Die letztere Thatsache hat gegen Ende des Jahres eine sehr ausführliche Behandlung erfahren¹⁾ durch Vöchting. In seiner Abhandlung „Ueber die Bedeutung des Lichtes für die Gestaltung blattförmiger Cacteen“ hat die oben aus der Litteratur angeführte frühere Aufstellung und Behandlung der Frage keine Erwähnung gefunden (es ist selbstverständlich für die allgemeine Seite der Frage gleichgiltig, ob man die Lichtwirkung an einer *Opuntia* oder einem *Phyllocactus* prüft), wesshalb hier darauf hingewiesen werden soll; han-

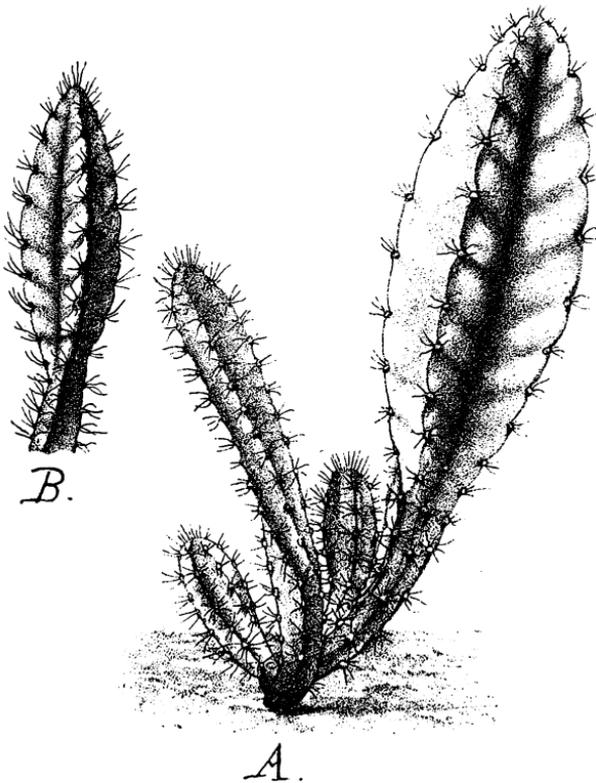


Fig. 1.

- A Keimpflanze von *Phyllocactus phyllanthoides* (etwas vergr.)
 B *Lepismium commune*, kantiger Keim spross, der oben zur Flügelbildung übergegangen ist.

delt es sich doch um eine Frage von allgemeiner Bedeutung. Ausserdem möchte ich unter Vorführung einiger vor mehreren Jahren aufgenommenen Photographieen die Frage in etwas weiterer Umgrenzung kurz besprechen.

1) Pringsheim's Jahrb. für wissensch. Botanik Bd. XXVI Heft 3.

Was zunächst *Phyllocactus* betrifft, so sei über die Morphologie dieser Pflanze Folgendes vorausgeschickt. Wie ich a. a. O. hervor-gehoben habe, ist die Abtrennung dieser Gattung von *Cereus* ledig-lich auf habituelle Merkmale des Vegetationskörpers gegründet, da-rauf, dass derselbe bei *Phyllocactus* abgeflacht und mit zweizeiliger Blattstellung versehen ist, während er bei *Cereus* drei bis vielkantig ist. Dieser Unterschied kann aber um so weniger in das Gewicht fallen, als sich zeigen liess, dass die Flachspresse von *Phyllocactus* zweifellos von kantigen sich ableiten. Es wird nicht überflüssig sein, diesen auch für andere Cacteen mit Flachsprossen zutreffenden Satz durch die Keimungsgeschichte zu erläutern. Fig. 1 zeigt bei A (ver-grössert) eine Keimpflanze von *Phyllanthus phyllanthoides*. Es bilden sich zunächst kantige, mit deutlichen Dornbüscheln versehene, voll-ständig denen mancher *Cereus*arten gleichende Sprosse. Rechts hat sich später ein solcher gebildet, in dessen oberen Theil eine Reduc-tion der Kantenzahl eintrat, es sind nur noch vier vorhanden, die sich aber flügel förmig ausbilden; die Zahl der Flügel verringert sich dann auf zwei. Letzteres geschieht in ähnlicher Weise bei der in Fig. 1 B abgebildeten Keimpflanze von *Lepismium commune*, bei welcher schon der dreikantige Keimspross selbst zur Flügelbildung, d. h. zur Ober-flächenvergrösserung übergeht.

Nicht alle *Phyllocactus*-Arten zeigen bei der Keimung noch ein so deutliches Zurückgreifen auf die *Cereus*form des Vegetationskörpers. Für „*Ph. latifrons*“ und *crenatus* wurde in den Schilderungen ganz dasselbe Verhalten wie es für *Ph. phyllanthoides* soeben geschildert wurde, angegeben, wobei hervorgehoben wurde, dass für die Richtig-keit der Benennungen keine Gewähr geleistet werden könne, umso-weniger, als die *Phyllocactus*-Arten ausserordentlich viel mit andern *Cereus*-Arten gekreuzt worden sind, namentlich gilt dies für *Ph. phyllanthoides*. Dass dieser Vorbehalt gerechtfertigt war, zeigte sich später für *Ph. phyllanthus*, die wie *phyllanthoides* keimen sollte. Keimpflanzen aber, die unzweifelhaft zu *Ph. phyllanthus* gehörten, fand ich in Britisch-Guiana, bei einer Excursion auf dem Tapa-cooma-See auf einem Baume, in der Nähe der Mutterpflanze. Die-selben zeigten, dass die früher unter diesem Namen erhaltenen Samen nicht zu *Ph. phyllanthus* gehörten, denn die Keimpflanzen verhielten sich wie die in den „Schilderungen“ pag. 104 abgebildete von *Ph. stenopetalus* (Fig. 56 a. a. O.). Hier ist die Hauptachse der Keim-pflanze von Anfang an abgeflacht und zwar in der Medianebene der Kotyledonen. Scheinbar ist auch die Blattstellung von Anfang

an zweizeilig, es wurde indess schon damals darauf hingewiesen, dass sie offenbar vierzeilig beginnt, der Keimspross also eigentlich vierkantig angelegt wird, um sofort in die zweizeilige Stellung, unter Verkümmern zweier Kanten überzugehen. In der That ergab, wie ich hier besonders betonen möchte (da die einzige damals zur Verfügung stehende Keimpflanze nicht geopfert werden konnte), genauere Untersuchung sowohl für *Ph. stenopetalus* als für *Ph. Phyllanthus* das Vorhandensein zweier sehr kleiner und nicht leicht wahrnehmbarer Schuppen zwischen den Kotyledonen. Mit anderen Worten die Keimung dieser Flachpross-Kakteen verhält sich ebenso, wie die a. a. O. geschilderte von *Epiphyllum truncatum* (vgl. die dort gegebene Fig. 55), *Rh. pachyptera* und *Rh. crispata*.¹⁾ Dass auch bei *Epiphyllum* bei den einzelnen Arten das *Cereus*-Stadium, wie ich es kurz nennen will, bei der Keimpflanze verschieden lang andauern kann, zeigt die früher mitgetheilte Keimungsgeschichte von *Epiphyllum Russellianum* (Schilderungen I Tafel I Fig. 4). Es wurde ferner auf das Verhalten der Seitensprosse von *Phyllocactus* hingewiesen, die bei manchen Arten mit mehrreihig gestellten Schuppen beginnen, bei andern sofort mit zweizeilig gestellten (pag. 97); bezüglich der Einwirkung des Lichtes auf das Flachwerden der Sprosse verwies ich auf eine spätere Mittheilung (a. a. O. pag. 76), ich bemühte mich namentlich aus dem Vaterlande reine, nicht mit andern *Cereus*-Arten bastardirte *Phyll. phyllanthoides* zu erhalten, um in den Versuchen den Einfluss „fremden Blutes“ zu eliminiren. Wenn, wie angeführt (pag. 99) wurde, und auch Vöchting später beschrieben hat, an verdunkelten *Phyllocactus*-Exemplaren *Cereus*-ähnliche Sprosse auftreten, so kann das entweder ein Rückschlag auf die Form der Keimlingsprosse, oder bei einer mit *Cereus* bastardirten Form das Hervortreten des *Cereus*-Blutes sein. Das Letztere findet bei manchen Bastarden von „*Phyllocactus*“ und *Cereus* auch im Lichte normal statt. So zeigt der kleine, in dem hiesigen Garten als *Phyll. Dieffenbachianus* cultivirte *Phyllocactus* — der unzweifelhaft ein (vielleicht abgeleiteter) Bastard ist, dessen Eltern mir aber nicht bekannt sind — stets ein Gemenge von *Phyllocactus* und *Cereus*sprossen und

1) Die a. a. erwähnte Keimpflanze, welche aus als *Rh. crispata* erhaltenen Samen erzogen war, gehörte wie spätere, aus selbst erzeugenen Samen gekeimte Pflanzen zeigten, nicht zu *Rh. crispata*. — Auch bei den *Cupressineen* dauert bei den verschiedenen Arten der Jugendzustand (ausgezeichnet durch die Primärblätter) verschieden lange an. Bei den *Biota* und *Chamaecyparis*arten tritt der Uebergang zu den Folgeblättern meist schon im ersten Jahre ein, bei den *Cupressus*arten erst nach mehreren Jahren.

Uebergängen zwischen beiden. Vöchting gelangt bezüglich des Verhaltens von Phyllocactus zu Cereus zu denselben Resultaten, wie ich sie in den Schilderungen dargelegt hatte (S. 29 des S.-A.) und er findet, dass je fleischiger und mehr Cereusartig der Bau der Phyllocactus-Sprosse sei, desto leichter die Blattstellung von $\frac{1}{2}$ in ein höheres Verhältniss übergeführt werden könne, am leichtesten bei Bastarden mit Cereus. Die oben kurz aus den Schilderungen wiederholten Thatsachen zeigen, wie verschieden bei den einzeln Arten in

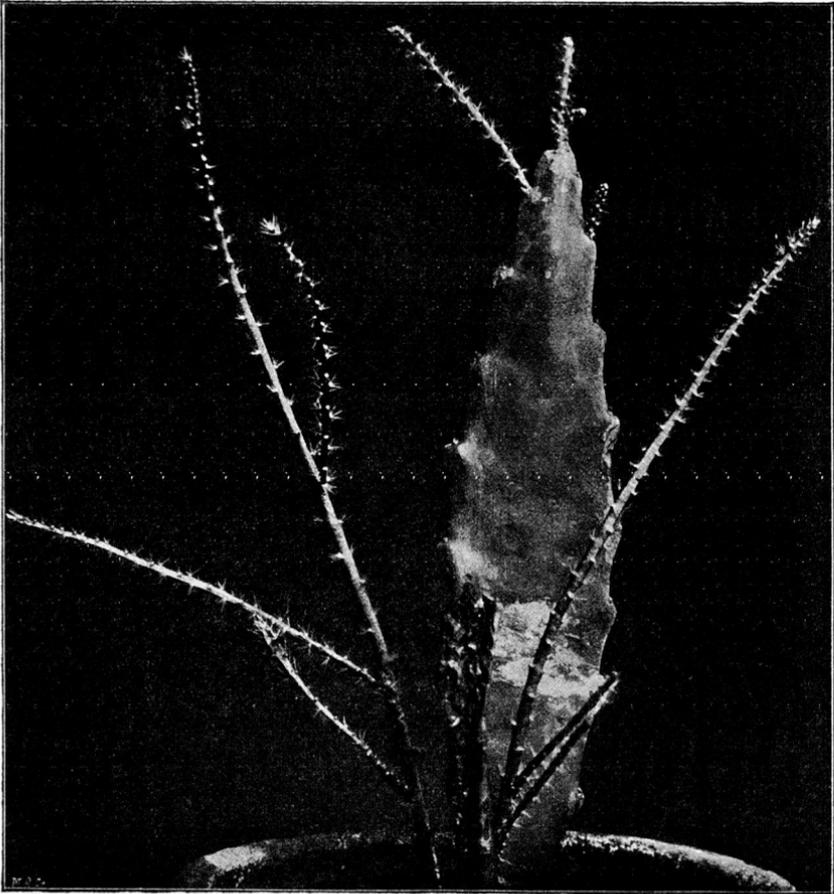


Fig. 2.

Cereus (Phyllocactus) phyllanthoides nach längerem Verweilen im Dunkelzimmer (1890).

der Ontogenese das Schwanken zwischen Cereus und Flachsprossform ist, am leichtesten wird die directe Lichtwirkung natürlich bei denen

sich geltend machen, die der Stammform noch näher stehen. Es sei, statt einer langen Beschreibung auf die Fig. 2 hingewiesen, welche das Verhalten verfinsteter Pflanzen von *Phyll. phyllanthoides* zeigt; es ist ersichtlich, dass die Blattstellung hier eine radiäre, mehrzeilige geblieben ist, und eine stärkere Entwicklung der Stachelpolster stattgefunden hat. Auch ist ohne Weiteres ersichtlich, dass wie Sachs vor 30 Jahren schon hervorgehoben hat, und Vöchting (pag. 11 d. S.-A.) gleichfalls beschreibt, die Internodien der Dunkel-sprosse, abweichend von dem Verhalten sonstiger etiolirter Sprosse, kürzer sind als die im Licht gebildeten. Die Seitensprosse behielten ihre radiäre Blattstellung bei, der Hauptspross ging von zweizeiliger in radiäre über. Auf die Einzelheiten braucht nach den ausführlichen Beschreibungen Vöchting's nicht näher eingegangen zu werden. Wurden die im Dunkeln gebildeten Sprosse in das Licht gebracht, so trat zunächst deutliche Kantenbildung, also Oberflächenvergrößerung, auf, später entstanden die normal zweizeilig abgeflachten Sprosse.



Fig. 3.

Cereus (Phyllocactus) latifrons. Aus einem als Steckling benützten Stück eines Flachsprosses hat sich ein schmaler, zweizeilig beblätterter Trieb entwickelt, dessen Spitze (und ein Seitenspross) sich infolge Lichtzutrittes wieder verbreitert haben. (1890).

Wie in den „Schilderungen“ pag. 97 angeführt ist, haben die Seitensprosse der Flachtriebe von *Cereus (Phyllocactus) latifrons* von Anfang an zweizeilige Blattstellung. Derartige Sprosse konnten auch durch Verdunkelung nicht mehr in radiäre, mehrzeilige beblätterte Triebe übergeführt werden. Aus dem in Figur 3 abgebildeten Steckling erwuchs zunächst ein ca. 25 cm langer, schmaler schwächtiger Trieb, der unten 8 mm, oben nur 3 mm breit war, während der als Steckling benützte Theil der Mutterpflanze 6 cm Breite besass. Die Abbildung zeigt den Spross, nachdem er wieder einige Zeit dem Lichte ausgesetzt war. Die etiolirten Theile waren nicht cylindrisch, sondern nach dem Rande hin abgeflacht. Das Licht konnte also bei diesen, von vornherein zweizeiligen Sprossen von *Phyllocactus* einen Rückschlag auf die mehrzeilige Blattstellung nicht hervorrufen.

Von Interesse würde es sein, das Verhalten der Keimpflanzen bei denjenigen Formen zu prüfen, bei welchen, wie bei *Cereus (Phylloc.) phyllanthus* und *C. stenopetalus*, nur in der

Keimpflanze noch die Anlage für mehr als zwei Kanten anzutreffen ist. Es scheint nicht unwahrscheinlich, dass die Keimpflanzen bei Lichtabschluss mehrkantig fortwachsen, vorausgesetzt, dass sie nicht etwa schon in der Plumula in ausgesprochen zweizeilige Blattstellung übergegangen sind, die dann wohl ebensowenig mehr bei Lichtabschluss sich ändern dürfte, als dies mit den Sprossanlagen der älteren Pflanzen in den oben mitgetheilten Versuchen der Fall war. Uebrigens ist hervorzuheben, dass Keimpflanzen vielfach noch plastischer sind, als dieselbe Pflanze in späterem Lebensalter. So sind, wie es scheint, das oder die ersten Blätter der Keimpflanzen von *Lycopodium inundatum*¹⁾ im Stande, Adventivsprosse zu erzeugen, was bei Blättern älterer Pflanzen nicht beobachtet worden ist, und die Keimscheibe von *Marchantia* lässt sich durch Anwendung schwachen Lichtes dazu bringen,

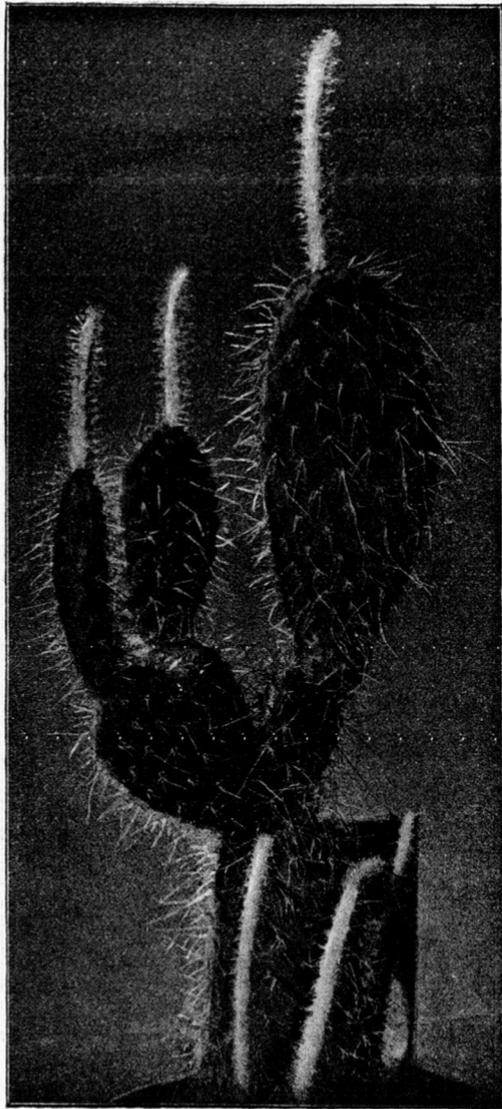


Fig. 4.

Opuntia leucotricha mit cylindrischen, aus den Knospen der Flachsprosse bei Lichtabschluss erwachsenen Trieben. Verkleinert (1890).

1) Vgl. Botan. Zeitung 1887 p. 186.

wieder zur Keimschlauchbildung überzugehen, während dies bei älteren Pflanzen nicht möglich ist.

Die oben von *Cereus* (*Phyllocactus*) angeführten Thatsachen betreffs der Lichtwirkung sind lediglich eine Bestätigung der Sach-schen Anschauung. Es wird nicht ohne Interesse sein, einige andere Kakteen noch anzuführen. Bei den *Opuntien* erfolgt die Oberflächenvergrößerung, wie früher von mir ausgeführt wurde, theils durch Abflachung der stets radiär angelegten Sprosse, theils durch Mamillenbildung. Die erstgenannten verhalten sich, wie es scheint, betreffs der Lichtwirkung verschieden.



Fig. 5.

Opuntia arborescens mit etiolirten Trieben, welche keine Mamillenbildung zeigen, die an den am Licht erwachsenen deutlich hervortritt. (1890.)

Opuntia leucotricha (ebenso *O. dejecta* u. a.) bildete im Dunkeln annähernd cylindrische Sprosse (Fig. 4), die, ans Licht gebracht, als Flachsprosse weiterwuchsen. Andere Flachsprossarten zeigten im Dunkeln zwar eine sehr starke Breitenverminderung der neu gebildeten Triebe, aber dieselben blieben flach. Besonders lehrreich sind die Formen mit Oberflächenvergrößerung

durch Höcker- resp. Mamillenbildung. Wie Fig. 5 zeigt, verschwindet diese Form der Oberflächenvergrößerung bei den Dunkelsprossen vollständig, so dass auch diese Art von Oberflächenvergrößerung direct durch das Licht bedingt wird. Die im Finstern cultivirten Mamillarien wuchsen

so ausserordentlich langsam, dass sie als ungeeignete Objecte nicht weiter gezogen wurden; nach der Analogie mit *Opuntia arborescens* ist zu vermuthen, dass bei raschwüchsigen Formen auch hier ein Verschwinden der Mamillenbildung im Finstern zu erreichen sein wird. Dass die beschriebenen Formänderungen dem Lichte und nicht etwa der im Dunkelzimmer vorhandenen grösseren Luftfeuchtigkeit zuzuschreiben ist, braucht kaum betont zu werden. Erwähnt sei jedoch, dass bei Keimpflanzen von *Opuntia ficus indica*, welche in einer ständig feucht gehaltenen Atmosphäre unter Glasglocken am Lichte gezogen wurden, keine Formänderungen wahrnehmbar waren.

Von anderen mit Flachsprossen versehenen Arten wurden *Mühlenbeckia platyclados* und *Xylophylla longifolia*¹⁾ geprüft. Letztere wuchs im Dunkelzimmer schlecht und ergab deshalb keine brauchbaren Resultate, erstere ergab zahlreiche, cylindrische, beblätterte Dunkelsprosse. Ihr Verhalten ist indess noch näher zu prüfen, nach dem Angegebenen würde es mit dem von *Ph. phyllanthoides* übereinstimmen; cylindrische beblätterte Rückschlagsprosse kommen bei dieser Pflanze auch normal nicht ganz selten vor; ich verweise auf die Abbildungen, die ich früher (Schilderungen I p. 16) gegeben habe. Der dort in Fig. 6 in der Mitte abgebildete Spross zeigt — abgesehen von der Blattgrösse — die bei den im Dunkeln gebildeten Rückschlagsprossen sich findenden Gestaltungsverhältnisse.

Hofmeister²⁾ hat schon eine Anzahl hierhergehöriger Beispiele der Lichtwirkung angeführt, die freilich meist noch eingehender experimenteller Prüfung bedürfen. Er erinnert u. a. an das Zweizeiligwerden der *Fissidens*-³⁾ und *Schistostegastämmchen* im Tageslicht; wir wissen, dass hier⁴⁾ ähnliche Verhältnisse vorliegen wie bei den verschiedenen *Phyllocactus*-Arten, indem bei *Schistostega* bei jedem einzelnen Spross das Zweizeiligwerden aus einer spiraligen Blattanordnung am Vegetationspunkt hervorgeht, während bei *Fissidens* die

1) Flachsprosse dieser Euphorbiacee, die ich als Stecklinge in verticaler Lage einpflanzte, haben sich zwar bewurzelt, aber im Verlauf von nahezu 1½ Jahren noch keine Weiterentwicklung gezeigt. Was daran untersucht werden sollte, wird die unten folgende Besprechung des Verhaltens von *Opuntia brasiliensis* und *Euphorbia alicornis* zeigen.

2) Allgemeine Morphologie pag. 628.

3) Bezüglich des Plagiotropismus von *Fissidens* vgl. Sachs, Abhandlungen pag. 1034. An den meisten Standorten von *Fissidens* tritt derselbe nur wenig hervor.

4) Vergl. die Angaben bei Goebel, Muscineen, Schenk's Handbuch II pag. 371.

Segmentirung der Scheitelzelle aus der dreiseitigen in die zweischneidige übergeht und damit die Zweizeiligkeit der Blattstellung von vornherein bestimmt wird. Ich zweifle nicht, dass bei *Schistostega* der umbildende Einfluss des Lichtes in gleicher Weise wie bei *Phyllocactus* nachweisbar sein wird; Versuche, die ich betreffs der Wirkung einseitig einfallenden Lichtes vor einigen Jahren mit *Schistostega* anstellte, hatten kein positives Ergebniss. Ich setzte die sich entwickelnden *Schistostegasprosse* auf einem Rotationsapparat (bei verticaler Axe) gleichmässiger Beleuchtung aus, trotzdem entwickelten sich die bekannten, miniaturfarnblattähnlichen, zweizeilig beblätterten Triebe, wengleich manche Störungen der Zweizeiligkeit zeigten. Bei Lichtabschluss entwickelte Sprosse aber würden wohl die spiralige Blattstellung beibehalten haben.¹⁾ Die eigenthümliche Blattverschiebung der *Schistostegasprosse*, die zu den merkwürdigsten im Pflanzenreich gehört, gestattet jedenfalls den *Schistostegapflänzchen*, das schwache, einseitig einfallende Licht am besten auszunutzen, wie ja auch das *Protonema* derselben Pflanze zu diesem Zweck höchst eigenartige Anpassungen aufweist.²⁾

Hier ist auch der Ort, um auf die gestaltbildende Einwirkung des Lichtes bei anderen Muscineen hinzuweisen. Sachs hat (in der Abhandlung über plagiotrope und orthotrope Pflanzentheile, Ges. Abh. II p. 1035) gezeigt, dass die Seitenzweige des einseitig beleuchteten *Protonemas* von *Funaria* ausschliesslich rechts und links an den aufrechten Hauptsprossen entspringen, das Licht hier also „den Ort der ersten Anlage neuer Theile bestimmt“. Ganz Aehnliches gilt auch für plagiotrope Moospflanzen. (Vgl. Coesfeld, Beitr. zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, bot. Zeit. 1892 p. 188.) *Hypnum splendens* ist zweizeilig verzweigt, während die Blattstellung eine radiäre (nach $\frac{3}{8}$) ist, die zweizeilige Anordnung

1) Ganz analoge Verhältnisse hat Vöchting für *Phyllocactus* festgestellt. Schon Sachs hatte gezeigt, dass die Abflachung der *Opuntiasprosse* rechtwinklig zur Richtung der einfallenden Lichtstrahlen stattfindet. Vöchting fand — wie zu erwarten war — dasselbe Verhältniss für *Phyllocactus*, konnte aber bei durch Rotation herbeigeführter allseitiger Beleuchtung die Abplattung nicht verhindern, woraus sich ergibt, dass die Abflachung lediglich an ein bestimmtes Maass der Helligkeit gebunden ist.

2) Vgl. Noll, Ueber das Leuchten der *Schistostega osmundacea*, in Sachs, Arbeiten a. d. bot. Inst. in Würzburg III p. 477 (1888). — Es wäre zu untersuchen, ob die Leuchtzellen des *Protonemas* ihrerseits nicht auch nur bei bestimmter (schwacher) Lichtintensität sich bilden. Da ich mit der Biologie der *Schistostega* (die im bayerischen Wald noch ziemlich verbreitet ist) seit längerer Zeit beschäftigt bin, verweise ich auf eine spätere Mittheilung.

der Aeste wird hier durch das Licht bedingt, die Astanlagen, welche auf der Licht-, und die, welche auf der Schattenseite stehen, bleiben unentwickelt. Ganz dasselbe dürfte für Formen wie *Thuidium tamariscinum* gelten. Die Analogie mit *Phyllocactus* liegt auf der Hand. Endlich sei erinnert daran, dass die Keimscheiben der Marchantieen sich nur bei bestimmter Lichtintensität bilden und sich rechtwinklig zur Richtung der Lichtstrahlen abplatteln, und dass auch zur Flächenbildung der Farnprothallien Licht von bestimmter Intensität nothwendig ist.

Ganz ebenso verhält sich offenbar das Protonema von *Sphagnum* (vgl. Ueber die Jugendformen der Pflanzen, Flora 1889), das mit der Fadenform beginnt, um zur Flächenbildung überzugehen. Wie ich gezeigt habe, sind auch die normal die Fadenform beibehaltenden „Wurzeln“ dieser Flächenprotonemen im Stande, zur Flächenbildung überzugehen. Die näheren bedingenden Umstände für dies Verhalten sind noch nicht bekannt, aber dass das Licht dabei eine wichtige Rolle spielt, kann wohl nicht bezweifelt werden, und man könnte daran denken, dass die *Sphagnum*protonemen zur Flächenbildung dadurch disponirt würden, dass sie zu einem Moose gehören, das an Standorten mit viel grösserer Lichtintensität vorkommt, als die meisten übrigen Moose. *Sphagnum*protonema kann man sich, beiläufig bemerkt, leicht auch ohne Sporen verschaffen; schneidet man *Sphagnum*sprosse ab, so entwickeln sich aus der Schnittfläche Protonemafäden, welche bald in die Flächenbildung übergehen, während ich eine Protonemabildung aus den Blättern, die bei den Laubmoosen so leicht dazu gebracht werden können, bis jetzt nicht zu erzielen vermochte. Bei *Leucobryum* gelingt dieselbe ohne Schwierigkeit. Ich werde auf das Verhalten von *Sphagnum* und auf das der (a. a. O. kurz geschilderten und abgebildeten) Assimilationsorgane des Protonemas von *Diphyscium* bei anderer Gelegenheit zurückkommen.

Betreffs der Siphoneen geht aus den Untersuchungen von Noll¹⁾ und Klemm²⁾ hervor, dass die (physiologisch) als Blätter zu betrachtenden Organe sich nur am Lichte bilden, im Dunkeln werden sie cylindrisch, ähnlich wie dies oben von *Opuntia leucotricha* geschildert wurde.

Auch die Verbreiterung der abgeflachten Axen der *Bossiaea*- und *Carmichaelia*-Arten senkrecht zur Richtung der einfallenden

1) Noll, Ueber den Einfluss der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen in Sachs, Arb. a. d. bot. Inst. in Würzburg III p. 466 ff.

2) Klemm, Ueber *Caulerpa prolifera*, Flora 1893 p. 460 ff.

Lichtstrahlen führt Hofmeister auf die Wirkung des Lichtes zurück. Bei *Carmichaelia australis* konnte ich im Finstern cylindrische Sprosse bis jetzt nicht erziehen, dieselben besaßen auch im etiolirten Zustand noch deutlich abgeflachte Sprossachsen. Sehr auffällig reagirte dagegen *Genista sagittalis*¹⁾, deren breitgefügelte Sprosse ja allgemein bekannt sind. Bei den Dunkelsprossen unterblieb die Flügelbildung bis auf kleine, bei den untersten Blättern kaum wahrnehmbare Reste, dieselben wichen von den Lichtsprossen kaum weniger ab, als dies bei *Phyllocactus* der Fall ist. Ich werde später auf diesen Fall genauer eingehen. Bei *Phyllocactus* kommen nach dem Obigen zweierlei Gesichtspunkte in Betracht, einmal die Oberflächenvergrößerung, welche durch das Licht bedingt wird, und dann das Zurückhalten der Blattanordnung auf einer primitiveren Stufe, also das Beibehalten eines Jugendzustandes. Ich habe früher schon in letzterer Beziehung auf analoge Fälle aufmerksam gemacht und möchte hier unter Hinzufügung einiger neuen Beobachtungen kurz darauf zurückkommen, zunächst auf das Verhalten von *Sagittaria*. In den „Schilderungen“ (II p. 294) habe ich angeführt, dass es mir sehr wahrscheinlich sei, dass die Beibehaltung der Jugendform dieser Pflanze in tiefem oder rasch strömendem Wasser auf Lichtwirkung zurückzuführen sei, und es wurde auch ein diesbezüglicher, aber zur Entscheidung der Frage nicht ausreichender Versuch angeführt. Später wurde an reichlicherem Material die Frage weiter geprüft.²⁾ Bekanntlich entstehen als Jugendblattform sowohl beim Keimen der Samen als beim Austreiben der Ueberwinterungsknollen bandförmige Blätter, die in seichtem Wasser bald in die langgestielten, pfeilförmigen übergehen.

Es wurden in der einen Versuchsreihe eine grössere Anzahl Knollen eingesetzt, die einen in verdunkelte, die andern in beleuchtete Glasgefässe, theils mit wenig Wasser (handhoch), theils tiefer unter dem Wasserspiegel. Die beleuchteten Pflanzen trieben bald nach einer Anzahl bandförmiger Blätter Uebergangsblätter (vgl. Fig. 84 auf p. 291 a. a. O.) und dann pfeilförmige. Die Dunkelpflanzen hatten in derselben Zeit nur bandförmige Blätter gebildet. Dass es sich dabei nicht etwa um eine durch Nahrungsmangel verursachte krankhafte Entwicklung handelte, zeigt schon die That-

1) Bei dieser Pflanze, die bekanntlich eine Bewohnerin trockener Standorte ist, lassen sich ebenso wie bei den Kakteen die beiden Principien der Oberflächenverringerung (durch Reduction der Blattgrösse) und der Oberflächenvergrößerung (durch Bildung der Stammflügel) nachweisen.

2) Vgl. science progress a. a. O.

sache, dass die Dunkelpflanzen Ausläufer trieben, die am Ende zu (natürlich kleinen) Knöllchen anschwellen. Es fehlte also nicht an Bildungsstoffen überhaupt, wohl aber an den spezifischen Bildungsstoffen, welche zur Bildung der pfeilförmigen Blätter nothwendig sind; diese entstehen erst durch die Assimilationsarbeit der bandförmigen Blätter. Die letzteren erreichten trotz der geringen Wassertiefe (ob die Pflanzen handhoch vom Wasser bedeckt waren oder in doppelter Tiefe standen, zeigte sich ohne Einfluss) eine Länge, wie sie sie in der freien Natur sonst nur bei Stand in tiefem oder rasch strömendem Wasser zeigen, nämlich über 60 cm. In einem der Dunkelgefässe entwickelte sich nach einem Monate auch ein gestieltes Luftblatt. Die Pflanzen in demselben waren auffallend ergrünt, und die Untersuchung ergab, dass die Hülle aus schwarzem Papier das Gefäss nicht mehr dicht umschlossen hatte, so dass Licht in dasselbe hineingelangt war. Uebergangsblätter fanden sich nicht.

Eine zweite Reihe von Culturen wurde theils dem vollen Tageslichte, theils geschwächtem Lichte ausgesetzt. Die im April eingesetzten Knollen hatten sich zu Pflanzen entwickelt, die Anfang Juni Folgendes zeigten. Die Pflanzen der Volllichtcultur hatten ausser den wenigen bandförmigen Primär- und einer Anzahl von Uebergangsblättern (letztere fehlten nur bei einem Exemplare) schon eine ganze Anzahl von pfeilförmigen Blättern (Luftblättern) entwickelt; die im abgeschwächten Lichte erzogenen Pflanzen hatten nur bandförmige Blätter, die zwar schön grün (laete viridis, wie die Systematiker hübsch sagen) waren, aber sehr viel grössere Länge erreichten als die bandförmigen Primärblätter der Volllichtcultur.

Damit dürfte bewiesen sein, dass in der That *Sagittaria* durch Lichtmangel auf einem Jugendstadium zurückgehalten werden kann, ähnlich wie *Phyllocactus*. Dass auch andere Factoren denselben Effect haben können, ist möglich, wie ja auch z. B. die Chlorophyllbildung selbst bei Lichtzutritt nicht stattfindet, wenn nicht das Temperaturminimum für die Ergrünung erreicht ist.

Auf analoge Fälle bei niederen Pflanzen wurde früher bei Besprechung der Jugendformen der Pflanzen¹⁾ hingewiesen. So im Anschluss an die Untersuchungen von Sirodot auf das Verhalten der *Batrachospermum*-Vorkeime, an denen nur bei höherer Lichtintensität *Batrachospermum*-pflanzen sich bilden. Die dort von mir hervorgehobene Möglichkeit, dass zur Anlage der Moosknospen am Protonema höhere Lichtintensität erforderlich sei, als zum Wachstum des Protonemas

1) Ueber die Jugendzustände der Pflanzen, Flora 1889 p. 1 ff.

selbst, wurde später durch die interessanten Untersuchungen von Klebs¹⁾ als Thatsache erwiesen. Betreffs des Verhaltens der Lebermoosvorkeime sei auch auf die auf meine Veranlassung ausgeführten Untersuchungen von Schostakowitsch²⁾ verwiesen, namentlich auf die oben berührte Thatsache, dass die Vorkeime von Preissia (die sich nur bei höherer Lichtintensität aus der Fadenform entwickeln) bei Sinken der Lichtintensität wieder auf die Fadenform — diejenige, welche schwächerer Lichtintensität „angepasst“ ist, zurückgehen. Ich möchte annehmen, dass auch die Anlagen der Laubmoosstämchen am Protonema durch äussere Umstände wieder auf die Stufe der Protonemabildung herabgedrückt werden könnten, speciell also durch Verminderung der Lichtintensität. Wenigstens habe ich schon vor Jahren³⁾ beobachtet, dass eine Moosknospenanlage entweder vor oder nach der Anlage von Blättern wieder zu einem Protonemafaden auswachsen kann. Die mit Ephemerum und andern Laubmoosen zur Entscheidung dieser Frage eingeleiteten Versuche sind noch nicht zum Abschluss gelangt.

Es erscheint mir wahrscheinlich, dass die früher von mir beschriebenen⁴⁾ „rudimentären“ Lebermoose Zoopsis, „Kurzia crenacanthoidea“ u. a. Formen darstellen, bei denen der Vegetationskörper verminderter Beleuchtung „angepasst“ ist. Die Blätter sind rudimentär, die Sprossachsen fadenförmig und speciell für die confervenähnliche „Kurzia“ (die eine Lepidoziaform darstellt) ist, wie ich a. a. O. angeführt habe, bekannt, dass sie das Innere von Höhlen als dicht verwobener grüner Teppich überzieht. Auch Zoopsis wächst, soweit ich mich erinnere, an Stellen, die nur abgeschwächtes Licht trifft. Ich führe dies deshalb an, um damit vielleicht Veranlassung zu einer experimentellen Prüfung dieser Frage zu geben, was jetzt, da sowohl

1) Klebs, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse, Biolog. Centralblatt XIII. Bd., 15. Novbr. 1893.

2) Flora 1894. Ergänzungsband p. 356 ff.

3) Morpholog. und biolog. Studien, Annales du jardin botanique de Buitenzorg Vol. VII (1887) p. 69.

4) Morphologische und biol. Studien, Annales du jardin botanique de Buitenzorg VII p. 62 (Zoopsis argentea). Ibid. Vol. X p. 37. Kurzia crenacanthoidea; Ueber rudimentäre Lebermoose, Flora 1893 p. 82 ff. An letztgenannter Stelle ist auch ein Querschnitt durch die (die Assimilation allein besorgenden) Sprossachsen von Zoopsis abgebildet. Es wäre zu untersuchen, ob die grossen Zellen der Stammoberfläche nicht vielleicht in ähnlicher Weise auf die Chlorophyllkörper das Licht concentriren, wie dies in den eigenthümlich umgebildeten Vorkeimzellen von Schistostega der Fall ist.

Zoopsis als „Kurzia“ (Lepidozia) in der Nähe der botanischen Station des Buitenzorger Gartens in Tjibodas zu haben sind, nicht schwer sein kann. Auf die Analogie mit Schistostega habe ich schon früher hingewiesen (Flora 1893 pag. 101), es würde aber von besonderem Interesse sein, wenn sich experimentell nachweisen liesse, dass bei diesen Lebermoosen verminderte Lichtintensität ein Zurückhalten nicht auf der Stufe des Vorkeims, sondern auf der einer rudimentären Ausbildung der Pflanze¹⁾ selbst bedingt, betreffs deren ich auf die angeführten Abhandlungen verweisen muss.

Hier sollte nur gezeigt werden, dass die „Photomorphose“ bei den Kakteen nicht vereinzelt ist. Von Interesse würde es sein, unter denselben Formen wie *Opuntia brasiliensis* zu untersuchen. Wie früher (Schilderungen I p. 74) dargelegt wurde, hat diese Art cylindrische Hauptsprosse und sehr dünne und flache Seitensprosse, die vertical gestellt sind. Die Abflachung wird hier durch die seitliche Stellung bedingt, denn wenn man einen Flachspröss als Steckling behandelt, wächst seine Endknospe als cylindrischer, radiär sich verzweigender Spross weiter (vgl. Fig. 38 auf p. 75 a. a. O.). Ganz dasselbe Resultat erhielt ich später, als ich den Hauptspross über einem der seitlichen Flachspröss abschnitt, der letztere richtete sich auf und wuchs als radiärer Spross weiter, der Unterschied in der Gestaltung der beiden Sprossformen ist ein sehr auffallender. Wie ich später fand, verhält sich auch eine Euphorbiacee, *Euph. alicornis* Baker, ganz ähnlich. Dieselbe besitzt mehr- (4–5-) kantige Hauptsprosse, blattähnliche, flache, zweikantige Seitensprosse; kräftigere Seitensprosse verhalten sich ähnlich wie der Hauptspross, an den schwächeren trifft man gelegentlich auch die Spur einer verkümmerten Kante an, gewöhnlich aber sind sie, wie erwähnt, zweizeilig be-

1) Die Sprosse, welche die Sexualorgane tragen, dagegen haben ihre ursprüngliche Gliederung gewahrt, eine Erscheinung, die, wie früher hervorgehoben, auch bei anderen Pflanzen wiederkehrt. Dass übrigens ein Zurückhalten der Pflanzen auf der Jugendform auch durch andere, als Lichteinwirkungen, erfolgen kann, ist sicher. Dabei ist zu beachten, dass die Zeitdauer, während deren die Jugendform beibehalten wird, individuellen Schwankungen unterliegen kann. Unter 28 Sämlingen von *Chamaecyparis pisifera* hatten z. B. zwei die Jugendform noch ganz beibehalten, während die Triebe der übrigen gleich alten schon in die Squarrosaform übergegangen waren. Das „Fixiren“ der Jugendform gelang mir hier und bei *Biota orientalis* auch dadurch, dass die Hauptsprosse (die normal in die „Folgeform“ übergehen) abgeschnitten wurden. Die basalen, die Jugendblätter zeigenden Seitensprosse entwickelten sich dann kräftig und behielten die Jugendform bei. Dies zeigt, dass bei derartigen Fragen auch auf die Correlationsverhältnisse zu achten ist.

blättert und flach.¹⁾ Verwendet man einen der letzteren als Steckling, so geht er in einen mehrkantigen, radiären Spross früher oder später über. Hier entscheidet also zunächst die Lage der Sprosse über ihre Ausbildung, wie dies in weniger auffallendem Maasse ja auch z. B. bei dem Sprossystem einer Tanne der Fall ist. Dass aber die durch den Einfluss des Hauptsprosses in seitlicher Lage gehaltenen Sprosse von *Opuntia brasiliensis* sich abflachen, könnte dennoch durch Lichtwirkung bedingt sein, worüber weitere Versuche zu entscheiden haben werden. Dieselben sollen auch zeigen, ob es möglich ist, die a. a. O. beschriebenen, schon länger bekannten Rückschlagssprosse mancher Rhipsalideen durch äussere Einwirkungen hervorzurufen.

Ueber die Anatomie und Morphologie der Rhipsalideen hat Vöchting früher eine ausführliche Arbeit veröffentlicht. In den „Schilderungen“ sind dieselben nur kurz behandelt, und Vöchting meint in seiner neuesten Arbeit, dass meine Beschreibung des Baues und der Gliederung der Rhipsalissprosse in den wesentlichen Punkten mit der von ihm früher gegebenen übereinstimme. Dagegen möchte ich hervorheben, dass Vöchting und ich gerade in den Punkten, welche ich für die Morphologie der Kakteen als die wesentlichen betrachte, zu verschiedenen Auffassungen gekommen sind.

In den „Schilderungen“ habe ich nachzuweisen versucht, „dass die grosse Mannigfaltigkeit in der äusseren Gestaltung der Kakteen sich zurückführen lässt auf wenige, ja, man kann sagen, auf eine einzige Grundform, aus welcher durch stärkeres Wachstum bestimmter Theile, Verkümmern anderer alles übrige sich ableiten lässt.“ Die Dornen betrachtete ich als umgebildete Blätter und suchte zu zeigen, dass die dornenlosen (resp. mit verkümmern den Dornen versehenen) Formen sich von Dornen tragenden ableiten. Die Vöchting'schen gegentheiligen Anschauungen sind in der eingehenden Arbeit von Ganong²⁾ folgendermassen kurz zusammengefasst: „Vöchting in seiner umfangreichen Arbeit über Rhipsalis hielt die Dornen für Emergenzen und nahm an, dass die Blätter bis an die äusserste Spitze mit dem Stamm verwachsen sind. Er er-

1) Eine Annäherung an dies Verhalten findet sich auch bei anderen Euphorbien insofern, als die Seitensprosse weniger Kanten haben als der Hauptspross. Bei jungen Pflanzen von *Euphorbia grandidens* z. B. ist der orthotrope Hauptspross meist fünfkantig, die Seitensprosse sind dreikantig; angelegt sind sie vielfach mit vier Kanten, von denen dann eine verkümmert.

2) W. Ganong, Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und Biologie der Kakteen. Flora, Ergänzungsband z. Jahrg. 1894 (79. Bd.) p. 50.

kannte das Blattkissen nicht und hielt alle die Knospen, welche in der Achsel des Blattes von einigen *Rhipsalis*-Arten vorkommen, mit Ausnahme je einer einzigen, für endogenen Ursprungs.“ Da in der genannten Arbeit die betreffenden Annahmen Vöchting's hinlänglich als unhaltbar erwiesen sind, so brauche ich auf die betreffenden Verhältnisse hier nicht zurückzukommen, ich muss meine von der Vöchting's abweichende Auffassung vollständig aufrecht erhalten. Und dasselbe gilt für die Ableitung der Formen. Vöchting hat (a. a. O.) die alaten Formen abgeleitet von kantigen Formen wie *Rh. trigona* und namentlich *Rh. paradoxa*. Diese sind aber, wie die Keimungsgeschichte zeigt, deren Nichtberücksichtigung eine wesentliche Lücke in Vöchting's *Rhipsalideen*-Arbeit bildet, selbst wieder abgeleitet von der, bei der Keimung noch deutlich auftretenden *Cereus*-Form.

Gerade bei einer so wenig starren, sondern gewissermassen plastischen Familie, wie die Kakteen sie sind, ist der — in Vöchting's *Rhipsalideen*-arbeit mangelnde — vergleichende Standpunkt besonders wichtig, und dabei sind auch die Gestaltungsverhältnisse der Keimpflanzen von besonderem Werth. Ich erinnere an das oben für *Phyllocactus* erwähnte und verweise im Uebrigen auf meine früheren Darlegungen (Schilderungen und Flora 1889).

Hier sei nur noch auf einen Gesichtspunkt hingewiesen, der bei den in neuerer Zeit mehrfach — meist von zoologischer Seite — unternommenen Versuchen, Vererbungstheorien aufzustellen, nicht berücksichtigt worden ist. Aus den oben besprochenen Erscheinungen geht, wie auch schon früher betont wurde¹⁾, hervor, dass die Gestaltungsverhältnisse chlorophyllhaltiger Pflanzen nicht von vornherein in den Keimzellen angelegt, sondern im Verlauf der Entwicklung bestimmt werden, vielfach unter Mitwirkung äusserer Factoren, namentlich des Lichtes. Wie eine Pflanze auf die Einflüsse desselben reagirt, ist in ihrer stofflichen Beschaffenheit bedingt, vererbt aber können z. B. bei einer *Sagittaria* nicht die „Iden“ der pfeilförmigen Blätter sein, sondern nur die Möglichkeit, unter dem Einfluss des Lichtes solche zu bilden. An und für sich ist die Möglichkeit vorhanden, Reihen von Generationen zu züchten, die niemals zur Entwicklung dieser Blattform gelangen. Derartige Thatfachen hätten berücksichtigt werden sollen, ehe man in verfeinerter Form die Evolutionstheorie des vorigen Jahrhunderts wieder aufleben liess.

1) Ber. der d. bot. Gesellsch. IV, 156.

Weitere Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltungsverhältnisse werden namentlich auch die Correlationserscheinungen in Betracht zu ziehen haben. Wir wissen, dass bei vielen Farnen die Laubblattanlagen durch das Auftreten der Sporangien mehr oder minder tiefgreifende Gestaltveränderungen erfahren¹⁾ und es liess sich experimentell wenigstens an einem Falle zeigen, dass das Ausbleiben der Sporangienbildung das Unterbleiben der Blattumbildung bedingt.²⁾ Es ist nun kaum zu bezweifeln, dass die Sporangienbildung der Pteridophyten ebenso wie die Blütenbildung der Samenpflanzen vom Lichte bedingt ist, auf für die Sporangienbildung nicht genügende Lichtintensität ist wahrscheinlich das Verhalten der vor Jahren von mir beschriebenen eigenthümlichen Isoëtesform zurückzuführen³⁾, bei der die Sporangienbildung durch vegetative Sprossung ersetzt war. Verhindert man die Sporangienbildung an jugendlichen Farnsporophyllen durch Entziehung der für die Sporangienbildung nothwendigen Lichtbedingungen, so wird die Sporophyllumbildung gleichfalls unterbleiben.

Analoges dürfte für höhere Pflanzen gelten. Jedermann kennt z. B. die eigenthümlichen Verschiedenheiten zwischen den basalen Blättern von *Campanula rotundifolia* und den in der Blütenregion auftretenden. Gelegentliche Beobachtungen, welche experimentell näher geprüft werden sollen, machen es mir sehr wahrscheinlich, dass die Gestaltveränderung der Blätter unmittelbar mit der Blütenbildung zusammenhängt. Unterdrückt man diese, so erscheinen die Blätter, nach denen die Pflanze ihren Namen erhalten hat. Hier sollte indess nur die Formgestaltung, die in Betracht kommt, berührt werden. Ein weites Feld der Forschung liegt hier noch vor uns.

1) Vgl. darüber die im nächsten Hefte folgende Arbeit des Herrn Glück (Ueber Sporophyllmetamorphose).

2) Ueber künstliche Vergrünung der Sporophylle von *Onoclea Struthiopteris* Hoffm. Ber. d. d. bot. Gesellsch. 1887. (Abbildung in *Annals of botany* VI Tafel XXII.)

3) Ueber Sprossbildung auf Isoëtesblättern, *Bot. Zeit.* 1879 p. 1.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: [80](#)

Autor(en)/Author(s): Goebel Karl

Artikel/Article: [Ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen. 96-116](#)