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

Von

K. Goebel.

II. Die Abhängigkeit der Blattform von Campanula rotundifolia von der Lichtintensität, und Bemerkungen über die Abhängigkeit der Heterophyllie anderer Pflanzen von äusseren Factoren.[1])

(Mit 4 Textfiguren.)

In früheren Veröffentlichungen[2]) habe ich nachgewiesen, dass die bekannte Heterophyllie einer monokotylen Wasser- resp. Sumpfpflanze, der Sagittaria sagittifolia insofern von der Lichtintensität bedingt ist, als bei schwachem Lichte nur die als Jugendblattform anzusehenden „Bandblätter" gebildet werden, während bei stärkerer Lichtintensität die gestielten, pfeilförmigen, sich über den Wasserspiegel erhebenden Blätter auftreten. Darin ist es auch, wie a. a. O. näher ausgeführt wurde, begründet, dass Sagittaria in tiefem oder rasch fliessendem Wasser nur die Bandblätter bildet; es gelang auch in ganz seichtem Wasser bei schwacher Beleuchtung, die Pflanze bei sonst normaler Entwickelung auf diesem Stadium der Blattbildung zurückzuhalten.

Es schien mir nun von erheblichem Interesse, festzustellen, ob auch in anderen Fällen die Heterophyllie durch die Lichtintensität bedingt oder causal mit andern Entwickelungsvorgängen der Pflanze, z. B. der Blüthenbildung, verknüpft ist. Am Schlusse des ersten Theiles dieser Mittheilungen (Flora 1895 S. 116) habe ich, auf Grund gelegentlicher Beobachtungen, auf die Möglichkeit hingewiesen, dass die Heterophyllie von Campanula rotundifolia zur Blüthenbildung in unmittelbarer Beziehung stehe. Auf Grund der in diesem Sommer ausgeführten Untersuchungen möchte ich diesen sehr lehrreichen Fall hier etwas näher erörtern. Zunächst sei auf das ja allgemein bekannte morphologische Verhalten der in Rede stehenden Pflanzen kurz hingewiesen.

Was zunächst den Gesammtaufbau der Pflanze anbelangt[3]), so sei daran erinnert, dass der Hauptspross eine „Wurzelrosette" bildet von (theoretisch) unbegrenztem Wachsthum. Die blühenden Sprosse erscheinen als Seitensprosse an der Hauptachse, ausserdem bilden sich

1) Vgl. Sitzb. der kgl. bayer. Akad. d. W. 1895 p. 331.

2) Pflanzenbiologische Schilderungen II, p. 294 (1893) Science progress vol. I Nr. 21 Flora 80. Band (1895) p. 96 ff.

3) Derselbe ist am eingehendsten erörtert von Warming, smaa biologiske og morfologiske Bidrag, Botanisk tidsskrift 1877 p. 84 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0005-0

am basalen Theile derselben vielfach unterirdische Ausläufer, welche zur vegetativen Vermehrung der Pflanze beitragen. Meine Beobachtungen beziehen sich nun zunächst nicht auf die Beeinflussung der Gesammtökonomie der Pflanze durch äussere Factoren — darüber soll später berichtet werden —, sondern nur auf die Blattbildung der Blüthentriebe.

Die blühenden Sprosse schliessen mit einer Endblüthe ab; unterhalb derselben stehen eine kleinere oder grössere Anzahl von Axillarblüthen, welche mit zwei Vorblättern versehen sind, aus denen eine weitere Verzweigung (Blüthen höherer Ordnung) erfolgen kann.[1]) Weiter unten finden sich Seitensprosse, die erst nach Hervorbringung einer grösseren Anzahl von Blättern zur Blüthenbildung schreiten. Im Uebrigen finden vielfache Schwankungen statt; schwächlichere Sprossen bringen es nur zur Bildung der Terminalblüthe.

Die Hauptsache für uns ist die in verschiedener Höhe der Sprosse verschiedene Blattbildung. Ihren Artnamen hat ja bekanntlich die Pflanze daher, dass die Sprosse zunächst gestielte Blätter mit abgerundet-herzförmiger Spreite hervorbringen.[2]) Umriss und Grösse derselben stellen sich bei Untersuchung einer grossen Anzahl von Exemplaren als verschieden heraus, es wurde aber — da dies für die vorliegende Frage ohne Belang ist — nicht untersucht, ob Campanula rotundifolia vielleicht eine aus nahe verwandten, unter anderem auch durch ihre Blattform verschiedenen Formen bestehende Sammelart ist, oder ob innerhalb einer Art individuelle Schwankungen in der Blattform vorkommen. Jedenfalls stimmen alle diese „Rundblätter", wie sie der Kürze halber genannt sein mögen, in der Hauptsache überein, nur haben die einen über den Blattrand vorspringende Ausbuchtungen (ganz ähnlich wie bei C. pusilla), die andern nicht u. s. w. Charakteristisch ist auch das Vorhandensein weisser kleiner Flecken

1) Der Axillarspross des höher stehenden Vorblattes ist der geförderte; häufig verkümmern beide ganz und gar.

2) Döll (Flora von Baden S. 837) schildert das Verhalten folgendermassen: „Die meistens in Mehrzahl vorhandenen, ungefähr fusslangen, meist kahlen Blüthenstengel entspringen aus den untersten Blattachseln der centralen Laubrosette. Selten findet sich am Grunde derselben ein oder das andere langgestielte, herzförmig kreisrundliche, aber gleichwohl am Grunde nicht herzförmig ausgeschnittene Blatt, und zwar scheint dies nur dann vorzukommen, wenn ein Seitentrieb gleichsam dazu bestimmt war, ein neues Wurzelköpfchen zu bilden, und sich dann infolge von Witterungseinflüssen doch zu einem Blüthenstengel ausbildete." Was Döll hier als Ausnahme bezeichnet — das Vorkommen von „Rundblättern" an der Basis der blühenden Sprosse — war bei den von mir in hiesiger Umgegend untersuchten Pflanzen die Regel.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0006-6

auf den Enden der stärkeren, den Blattrand erreichenden Nerven. Es befinden sich auf diesen hellen Stellen Wasserspalten in grösserer Zahl. Es wird aber nicht reines Wasser, sondern eine Substanz von schleimiger Consistenz ausgesondert.[1])

Sehr verschieden von diesen Rundblättern sind die „Langblätter", die im oberen Theile der Sprosse stehen. Bei ihnen lässt sich Spreite und Stiel nicht mehr unterscheiden, sie sind lineal oder lanzettlich und haben die kleinen weissen Randflecke nicht. Zwischen beiden Blattformen gibt es aber eine sanft abgestufte Reihe von Uebergangsformen, die von unten nach oben auf einander folgen. Gehen wir von den basalen Rundblättern aus, so wird die Spreite zunächst schmäler und länger und verliert dabei auch die Ausbuchtungen des Randes (wo solche an den basalen Rundblättern vorhanden waren) und die kleinen hellen Randschwielen mit den Wasserspalten.

Die Aenderung der Blattform ist zunächst teleologisch leicht verständlich. Wir sehen bei anderen Campanula-Arten, wie z. B. C. latifolia, dass die weiter oben am Spross stehenden Blätter sich von den basalen (von den Grössenverhältnissen abgesehen) wesentlich nur durch den Mangel eines Blattstieles und geringere Grösse der Blattspreite unterscheiden, was auch sonst noch vielfach der Fall ist. Diese Blätter, die schon von der Sprossaxe emporgehoben sind, brauchen einen Blattstiel nicht, sie sind ohnedies über die niedrig bleibenden Pflanzen der Umgebung emporgehoben und dem Lichte zugänglich. Die Aenderung der Spreitenform bei den Langblättern der C. rotundifolia, pusilla u. a. aber dürfte damit zusammenhängen, dass diese Pflanzen an offenen, dem Wind und Regen leicht zugänglichen Standorten zu wachsen pflegen.[2]) Ein langes schmales Blatt wird hier vortheilhafter sein als ein (ungestieltes) Rundblatt, welches bei diesen Pflanzen nicht mit einer mechanisch sehr wirksamen Nervatur versehen ist. Ausserdem sind, soweit ich dies verglichen habe, bei den Rundblättern die Intercellularräume grösser als bei den vor Transspiration weniger geschützten Langblättern. Thatsächlich wachsen auch, soweit meine Erfahrung reicht, diejenigen Campanula-Arten, deren obere Blätter von den unteren in ihrer Spreitenform nicht abweichen, an geschützten Standorten, zwischen Sträuchern, an Hecken u. dgl.

1) Die von Jungner (Klima und Blatt in der Regio alpina, Flora 79. Bd. S. 262) ausgesprochene Vermuthung, dass die Randzähne derartiger Blätter als wärmeleitende Organe zu wirken scheinen, halte ich für ebenso unbewiesen als unwahrscheinlich. Offenbar ist die biologische Bedeutung der Randzähne bei verschiedenen Blättern eine ganz verschiedene.

2) Vgl. auch Jungner a. a. O.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0007-2

Eine Reihe von Versuchen hat nun ergeben, dass die Rundblattform diejenige ist, die bei schwächerer Beleuchtung auftritt, dass man die Pflanze auf diesem Stadium der Blattbildung künstlich zurückhalten, ja sie sogar zwingen kann, nachdem sie schon Langblätter gebildet hat, wieder zur Rundblattbildung zurückzukehren.

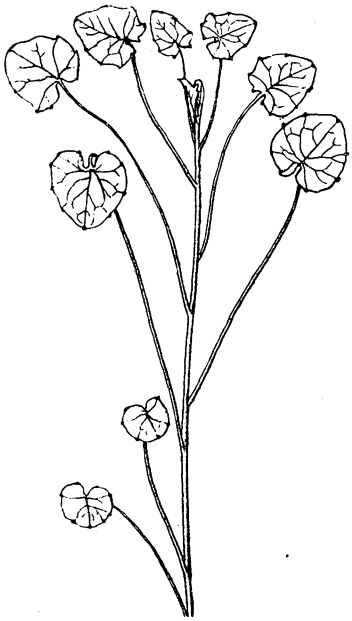

Fig. 1. Campanula rotundifolia. Oberes Stück eines bei geminderter Lichtintensität cultivirten Sprosses.

Die in Töpfen cultivirten Pflanzen wurden in verschiedener Entfernung von einem Nord- und einem Südfenster aufgestellt. Es sei zunächst das Verhalten der weit vom Fenster weg stehenden Pflanzen erwähnt.

1. Sprosse, die nur Rundblätter angelegt hatten, fahren in diesem Fall fort, solche zu bilden, ohne zur Langblattbildung überzugehen. Es entstehen dadurch Sprosse, die von den an den normalen Standorten vorkommenden in ihrem Habitus beträchtlich abweichen; sie haben gestreckte Internodien (Fig. 1) und sind ausschliesslich mit Rundblättern besetzt.[1]) Wurde von diesen Pflanzen ein Theil an das Südfenster gestellt, so trat in kurzer Zeit (in einem Monat) Bildung von Langblättern ein, während die auf dem weniger stark beleuchteten Standort belassenen Pflanzen fortfuhren, Rundblätter zu bilden. Die Lichtpflanzen hatten viel kräftigere Sprossachsen als die Schattenpflanzen erhalten, und die Sprossachsen der ersteren zeigten eine Behaarung, die bei denen der Schattenpflanzen nicht wahrnehmbar war.

2. An etwas weiter vorgeschrittenen Pflanzen der bei gemindertem Lichtzutritt gehaltenen Cultur fanden sich Sprosse, die Langblätter entwickeln. Diese Sprosse schliessen dann regelmässig mit einer verkümmerten, ganz klein bleibenden Blüthenknospe ab, zuweilen sind auch einige seitliche Blüthenknospen noch wahrnehmbar. Als Seitensprosse an diesen Trieben entwickeln sich dann vielfach solche,

---

1) Wie auch die Abbildung zeigt, handelte es sich dabei nicht etwa um etiolirte Sprosse, sondern das Chlorophyll war normal ausgebildet und auch sonst keine krankhafte Veränderung wahrnehmbar.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0008-8

die Rundblätter tragen, und zwar im oberen Theil der Sprosse, wo normal niemals Rundblattsprosse auftreten (Fig. 2, wo I und K, K die verkümmernde Blüthenknospe bedeuten; I ist die verkümmerte Terminalblüthe, K, K sind seitliche Blüthenknospen, A Achselspross mit Rundblättern).

Fig. 2. Campanula rotundifolia. I verkümmerte Terminalblüthe des Sprosses, K, K, verkümmerte seitliche Blüthenknospen, A Spross, der zur Rundblattbildung zurückgekehrt ist.

Offenbar waren bei diesem mit verkümmerten Blüthenknospen abschliessenden Sprosse diese zu der Zeit, wo die Pflanzen geminderter Lichtintensität ausgesetzt wurden, schon angelegt, oder es waren doch die stofflichen Veränderungen, welche zur Bildung der Blüthenknospen und der Langblätter führen, schon eingeleitet, und die geringe Lichtintensität genügte, um sie bis zu dem angegebenen Stadium weiter zu führen. Auch im Freien fand ich an schattigen Standorten Langtriebe, die mit verkümmerten Blüthenknospen abschlossen.

3. Sprosse, die schon typische Langblätter entfaltet hatten als sie verminderter Lichtintensität ausgesetzt wurden, gehen an der Spitze wieder zur Bildung von Rundblättern über. Auf diese Weise

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0009-6

erhielt ich über 20 cm lange Sprosse, die an der Spitze typische Rundblätter bildeten.

Dies ist offenbar der instructivste Fall, weil er am deutlichsten die Abhängigkeit der Blattform von der Lichtintensität zeigt. Ausserdem geht daraus hervor, dass eine directe Correlation zwischen der Blüthen- und der Langblattbildung nicht besteht. Wohl sind beide in der Natur insofern mit einander verknüpft, als die Langblattbildung der Blüthenbildung stets vorausgeht. Dies rührt daher, dass die äusseren Bedingungen für beide Gestaltungsprocesse

Fig. 3.

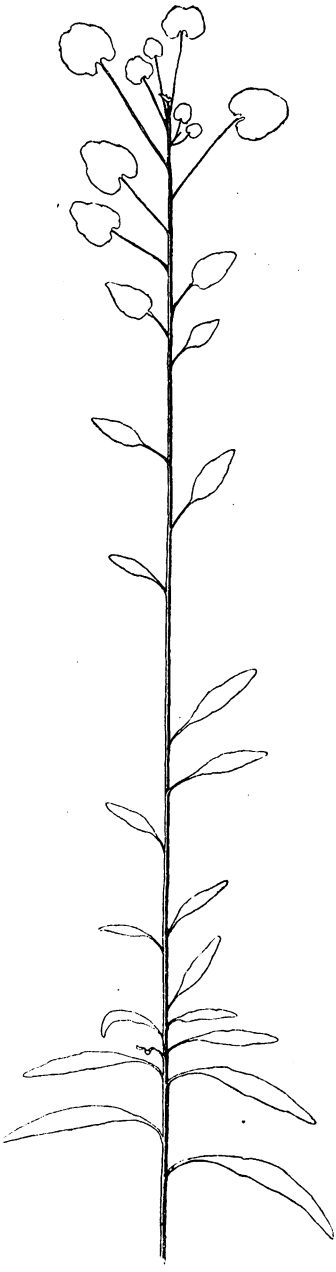

Fig. 4.

Campanula rotundifolia: Sprosse, die an der Spitze zur Rundblattbildung zurückkehren; Fig. 4 um $^1/_3$ der natürlichen Grösse verkleinert (halbschematisch.)

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0010-7

dieselben sind, insoferne als sie — sonst günstige Bedingungen vorausgesetzt — nur eintreten, wenn die Lichtintensität eine gewisse Höhe erreicht. Die Langblattbildung aber tritt, wie der Versuch 3. zeigt, zu einer Zeit ein, wo die zur Blüthenbildung führenden Vorgänge noch nicht so weit gediehen sind, dass eine Blüthenknospe gebildet wird; die Blüthenbildung kann vielmehr auf diesem Stadium noch ganz und gar unterdrückt werden.

Die mitgetheilten Thatsachen machen auch verständlich, warum man im Freien an schattigen Standorten Sprosse trifft, die längere Zeit hindurch nur Rundblätter bilden, und — wenngleich höchst selten — solche, die nach der Langblattbildung wieder zur Rundblattbildung übergehen. Sie geben dagegen keine Auskunft darüber, warum die Zahl der Langblätter bei verschiedenen Exemplaren eine so sehr verschieden grosse ist. Die Beantwortung dieser Frage lag nicht in meiner Absicht, es sei desshalb hier nur kurz auf die Möglichkeit hingedeutet, dass dies vielleicht insofern mit der Lichtintensität zusammenhängen könnte, als vielleicht die Langblätter zu ihrer Bildung eine geringere Lichtintensität erfordern als die Blüthenknospen und so an manchen Standorten die Pflanze längere Zeit auf dem Stadium der Langblattbildung zurückgehalten werden kann.

Es ist also nachgewiesen, dass die Heterophyllie zur Lichtintensität in directer Beziehung steht, und dass bei schwacher Lichtintensität diejenige Blattform gebildet wird, welche durch den Besitz eines (bei schwacher Beleuchtung sich stark überverlängernden) Blattstieles ausgezeichnet ist, welcher die Blattspreite dem Lichte nähern kann, während bei stärkerer Lichtintensität die Langblattform auftritt. Daran knüpft sich die weitere Frage: lässt sich die Bildung der Langblattform durch starke Beleuchtung von Anfang an unterdrücken, oder ist der Entwickelungsgang in der Weise geregelt, dass zuerst unter allen Umständen die Rundblattform auftritt? Beide Fälle sind möglich, für beide kennen wir anderweitige Beispiele. Was zunächst die zuletzt genannte Möglichkeit anbelangt, so würde sie den natürlichen Verhältnissen entsprechen. Die Pflanze keimt ja in den meisten Fällen zwischen anderen Gewächsen, die Keimpflanze wird zunächst keiner beträchtlichen Lichtintensität ausgesetzt sein. Die Knollen von Sagittaria, mit denen früher Versuche angestellt wurden, besitzen denn auch von vornherein nur Anlagen bandförmiger Blätter, was ebenfalls den Standortsverhältnissen entspricht. Als Beispiel für die andere Möglichkeit sei die Keimung von Anthoceros angeführt. Bei derselben bildet sich entweder ein Keimfaden, der dann später an seiner Spitze

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0011-3

in die Bildung eines Zellkörpers übergeht, oder dieser Zellkörper entsteht sofort bei der Keimung durch Theilung der Spore selbst. Zwar sind die äusseren Bedingungen für diese Verschiedenheit meines Wissens nicht näher untersucht, aber es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass der erste Fall eintritt bei relativ schwacher, der letztere bei relativ starker Lichtintensität. Die Bildung eines Keimschlauches ist, teleologisch gesprochen, ein Mittel, um den Keimling dem Lichte zu nähern, bei stärkerer Lichtintensität kann sie ganz und gar unterbleiben. Ueber das Verhalten verschiedener Pflanzen lässt sich indess von vornherein nichts aussagen, es muss dasselbe experimentell untersucht werden.

Es wurden Samen und Ausläufer in Töpfe gebracht, die einer constanten Beleuchtung von vier Auer'schen Lampen ausgesetzt waren. Was die Samen betrifft, so wurde festgestellt, dass der Embryo noch nicht die Anlage von Rundblättern aufweist; die Ausläufer werden sich wohl verschieden verhalten, sie wurden nur zur Vergleichung mit ausgepflanzt.

Die Keimpflanzen sowohl als die aus den Ausläufern entstandenen Pflanzen entwickelten zunächst Rundblätter, die letztgenannten Pflanzen gingen bald zur Langblattbildung über. Diese Thatsache zeigt, dass die Lichtintensität an sich zur Bildung von Langblättern hinreichend war. Leider habe ich das Verhalten von der Pflanze getrennt eingesetzter Ausläufer unter den gewöhnlichen Verhältnissen nicht verglichen. Bilden sie unter diesen zunächst eine Blattrosette und an dieser als Seitensprosse die Blüthentriebe, so würde die Thatsache, dass sie bei künstlicher starker Beleuchtung sehr bald zur Langblattbildung und der Hervorbringung von Blüthenknospen übergehen, auf die Einwirkung der stärkeren Lichtintensität zurückzuführen sein, und es wäre dann denkbar, dass man auch die Keimpflanzen zu einem analogen Verhalten veranlassen könnte. Mir kam es zunächst nur auf die Entscheidung der Frage an, ob die Rundblattbildung überhaupt unterdrückt werden kann oder nicht, und zu diesem Zwecke war es mir sehr wünschenswerth, noch eine stärkere Lichtquelle benützen zu können.

Die Gefälligkeit des Herrn Ingenieur Uppenborn, für welche ich auch hier meinen besten Dank aussprechen möchte, ermöglichte mir, weitere Culturen bei Beleuchtung mit zwei Bogenlampen anzustellen, von denen jede ohne Glas 2400 Normalkerzen, mit Glas 2000 Normalkerzen Lichtstärke besass. Es stellte sich bald die Nothwendigkeit heraus, sowohl die Lampen als die Pflanzen mit Glasglocken zu versehen; ohne diesen Schutz war das Gedeihen namentlich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0012-9

der Keimpflanzen ein sehr schlechtes. Es zeigte sich, dass auch bei dieser starken Lichtquelle — mochte dieselbe nun continuirlich oder nur zur Tageszeit einwirken — die Bildung der Rundblätter nicht verhindert werden konnte. Dieselbe ist also erblich fixirt. Dasselbe gilt für das Protonema von Funaria hygrometrica und den Keimschlauch der Sporen der Marchantia Plagiochasma Aitoniana. Funaria keimte bei der constanten, ungemein starken elektrischen Beleuchtung innerhalb 24 Stunden (bei einer Durchschnittstemperatur von 20°) und entwickelte ein ganz normales Fadenprotonema. Der Keimschlauch der Plagiochasma-Keimscheiben war zwar sehr kurz, aber bei allen Keimlingen vorhanden, bei schwacher Beleuchtung wird derselbe sehr lang, und vermuthlich kann durch zu schwache Beleuchtung hier wie in anderen Fällen die Bildung von Keimscheiben verhindert werden. Die oben aufgeworfene Frage ist für diese Pflanze also verneinend zu beantworten.

Hier sei nur noch ein weiterer Fall angeführt, in welchem es gelang, eine Pflanze zur Rückkehr zur Primärblattform zu nöthigen. Heteranthera reniformis keimt ganz ähnlich wie ich dies für andere Pontederiaceen geschildert habe (Schilderungen II, p. 286 ff.) mit bandförmigen Primärblättern. Eine Keimpflanze, welche schon die gestielten, mit nierenförmiger Spreite versehenen Folgeblätter entwickelt hatte, wurde bei schwacher Beleuchtung als Landpflanze gezogen. Die Blattbildung sank nun wieder auf die Bildung der bandförmigen Primärblätter herunter.[1]) Es geht aber aus den Versuchen nicht mit Sicherheit hervor, ob die geminderte Lichtintensität hier die Ursache war. Denn die Pflanzen wuchsen kümmerlich, und Rückschläge zur Primärblattform treten, wie ich mehrfach hervorgehoben habe[2]), namentlich dann auf, wenn die Vegetation durch irgend welche äussere Factoren geschwächt ist. Dies gilt z. B. für die früher (Pflanzenbiolog. Schilderungen I) erwähnten neuseeländischen Veronica-Arten mit Cupressus-ähnlichem Habitus, d. h. mit schuppenförmigen, anliegenden Blättern, in deren Ausbildung deutlich die xerophile

1) Ich gehe auf diesen Fall hier nicht näher ein, sondern verweise auf eine von Herrn Wächter in meinem Institut ausgeführte Untersuchung, zu der namentlich die zu solchen Versuchen sehr geeignete Sagittaria natans verwandt wurde.

2) Z. B. Pflanzenbiolog. Schilderungen II, S. 286 u. 300. Mit diesen Verhältnissen mag es auch zusammenhängen, dass Stecklingspflanzen von Mühlenbeckia platyclados längere Zeit hindurch an den abgeflachten Sprossaxen wohl entwickelte Blätter hervorbrachten, während solche bei erstarkten Pflanzen zwar als Rückschlag nicht selten auftreten, aber gegenüber den verkümmerten Blättern doch sehr in der Minderzahl sind.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0013-5

Anpassung zu Tage tritt. Die Keimpflanzen haben denen anderer Veronica-Arten gleichende, flache, abstehende Blätter mit deutlicher Spreite, und man kann, wie a. a. O. gezeigt wurde, durch Cultur unter abnormen Bedingungen, z. B. in feuchtgehaltenem Raume, auch ältere Pflanzen nöthigen, wieder solche Blätter zu bilden.

Weitere Beispiele für den Einfluss der Feuchtigkeit auf die Blattbildung liefern einige Muscineen. Es sei erinnert daran, dass die Bildung der eigenthümlichen Wassersäcke von Frullania unterdrückt werden kann in ständig feucht gehaltenen Culturen (Schilderungen I, S. 151), sowie an die von Lorch[1]) angeführten Fälle bei Laubmoosen. Dem mag hier eine Bemerkung über das Verhalten von Bryum argenteum hinzugefügt werden. Der Silberglanz dieses Mooses, das an trockenen, der Sonne exponirten Standorten vorkommt, rührt her davon, dass im oberen Theile der Blätter die Zellen abgestorben sind und Luft enthalten. Mustert man eine grössere Anzahl von Stämmchen aus einem Rasen durch, so finden sich auch solche, bei denen die Zellen im oberen Theile des Blattes lebendig geblieben sind und Chlorophyll führen, wie die übrigen. Die todten Blatttheile bilden eine schützende Hülle um das Stämmchen, namentlich die Endknospe, die ja bei vielen xerophilen Moosen durch die Haarspitzen der Blätter schützend umhüllt ist. Hält man nun Culturen von Bryum argenteum bei mässiger Beleuchtung[2]) feucht, so unterbleibt die Bildung des aus todten Zellen bestehenden Schutzapparates; die Zellen behalten auch im oberen Theile des Blattes Plasma und Chlorophyll und die Haarspitze ist nicht oder nur wenig entwickelt. (Es sei dabei bemerkt, dass die Function der Haarspitzen, welche an den Blättern xerophiler Moose so häufig auftreten, meiner Ansicht nach vor Allem darin liegt, dass sie den Vegetationspunkt schützen, über welchem sie einen Schopf bilden.) Es ist wohl kaum zu bezweifeln, dass die Keimpflanzen Primärblätter hervorbringen, welche durchgehends (etwa von einer Haarspitze abgesehen) aus lebenden Zellen bestehen. Die eben angeführte Erfahrung zeigt, dass die Bildung solcher Blätter auch bei älteren Pflanzen veranlasst werden kann. Die Plasticität der einzelnen Pflanzen ist aber eine sehr verschiedene. Es gelang mir z. B. nicht, eine wesentliche Aenderung der Blattstructur von Leucobryum glaucum herbeizuführen dadurch, dass die Pflänzchen

1) Flora 78. Band S. 461 ff.

2) Auch im Freien sind derartige Formen anzutreffen. In der Bryologia europaea vol. IV p. 79 wird eine „var. β majus“ beschrieben „caule elongato foliis brevissime appendiculatis vel submuticis, virescentibus“. Hab. in humidioribus umbrosis.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0014-0

(aus Protonema entstanden) genöthigt wurden, sich unter Wasser zu entwickeln, und dasselbe negative Resultat ergaben analog behandelte Luftwurzeln von Orchideen, die ihr Velamen auch dann ausbildeten, wenn sie genöthigt wurden, in Wasser zu wachsen.

Eine solche Verschiedenheit kann uns um so weniger wundernehmen, als wir ja an ein und derselben Pflanze im Verlaufe ihrer Entwickelung die Plasticität sich ändern sehen. Eine Keimpflanze von Preissia kann noch zur Rückkehr zur Keimschlauchbildung veranlasst werden; späterhin aber ist dies nicht mehr der Fall, und Aehnliches liesse sich von anderen Pflanzen anführen. Andererseits zeigt uns das oben geschilderte Verhalten von Campanula, dass die Keimpflanze unter allen Umständen Rundblätter bildet, während man es später durch Abänderung der Beleuchtungsverhältnisse in der Hand hat, bald solche, bald Langblätter auftreten zu lassen. Es ist möglich, dass derselbe Effekt auch auf andere Weise erzielt werden kann.

Wie zum Zustandekommen einer bestimmten physiologischen Erscheinung, z. B. der Chlorophyllbildung, stets ein Ineinandergreifen verschiedener äusserer Factoren (Licht, Wärme, Vorhandensein bestimmter Nährstoffe) gehört, so auch in den Fällen, wo die Anlegung und Ausbildung der Organe von äusseren Bedingungen abhängig ist.[1]) Es wäre z. B. irrig, wenn man die Blüthenbildung lediglich als abhängig von der Lichtintensität betrachten wollte. Ich habe früher schon[2]) darauf hingewiesen, dass Impatiens noli tangere unter Bedingungen cultivirt, welche die ganze Vegetation ungünstig beeinflussten, nur kleistogame Blüthen hervorbrachte, und dies trotz normalen Lichtgenusses, der an für sich zur Blüthenbildung vollständig ausgereicht hätte.

Einen ganz analogen Fall boten im Sommer 1894 Culturen von Circaea alpina, die an einem Südfenster aufgestellt waren. Diese Culturen (aus den bekannten Ausläufern der Pflanze hervorgegangen) zeigten die Eigenthümlichkeit, dass keine der Pflanzen — trotz reichlichen Lichtgenusses — zur Blüthe kam, sondern die Spitzen der orthotropen Sprosse wurden, nachdem sie eine bestimmte Höhe erreicht hatten, zu Ausläufern, die sich nach unten bogen[3]), wie dies sonst bei den aus der Achsel der untersten Blätter entspringenden Seitensprossen

---

1) Darauf wurde schon im ersten Theile dieser Abhandlung hingewiesen (Flora 1895 p. 111).

2) Pflanzenbiologische Schilderungen II, p. 363.

3) Einen analogen, aber bei ganz anders behandelten Pflanzen eingetretenen Fall hat Vöchting beschrieben (Ueber eine abnorme Rhizombildung. Bot. Zeitung 1889 p. 501 ff.)

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0015-6

der Fall ist. Man könnte zunächst denken, der Grund dieser „Missbildung“ sei in zu starker Beleuchtung gelegen gewesen, indem es ein Optimum der Lichtintensität für die Blüthenbildung gebe, das bei Schattenpflanzen niedriger liege als bei Bewohnern sonniger Standorte, die Blüthenbildung sei also verhindert und im Zusammenhange damit das Wachsthum der Hauptsprosse ein anderes geworden. Allein dies war, wie Vergleichsversuche mit Pflanzen, die im Freien in voller Besonnung gezogen wurden, nicht der Fall. Und ebenso trat bei Topfpflanzen, die an demselben Standort (im Zimmer) bei anderer Behandlung gezogen wurden, die normale Blüthenbildung ein. Bei den „abnormen“ Pflanzen aber verhielt sich der Hauptspross wie die in den Boden als Ausläufer eindringenden Seitensprosse, zu deren Bildung erforderlich ist, einmal ein gewisses Quantum durch Assimilation gewonnener Bildungsstoffe und dann eine — gewöhnlich durch den Gesammtaufbau der Pflanze bedingte — Beeinflussung des Wachsthums. Ohne auf diese Verhältnisse — die bei anderer Gelegenheit näher besprochen werden sollen — näher einzugehen, möchte ich hier nur daran erinnern, dass Circaea ein besonders deutliches Beispiel für das Vorhandensein einer wirklichen, durch äussere Umstände bedingten Umbildung liefert. Ich habe früher[1]) schon gezeigt, dass die normal unterirdisch wachsenden Ausläufer, wenn sie in einer Nährstofflösung beleuchtet wachsen, statt der Niederblätter kleine Laubblätter hervorbringen; die Umbildung der Laubblattanlagen zu Niederblättern ist bei den Ausläufern bedingt durch äussere Verhältnisse, namentlich den Lichtmangel. Dies zeigt uns auch das Verhalten der Keimpflanze.[2]) Diese hat, da die Kotyledonen epigäisch sind, nur oberirdische Blattachseln, aus denen Sprosse entstehen können. Dementsprechend haben die nach unten wachsenden, zu Ausläufern werdenden Axillarsprosse der Kotyledonen zunächst Laubblätter; erst wenn sie in den Boden eingedrungen sind, bilden sie Niederblätter. Bei den aus Ausläufern erwachsenen Pflanzen beginnen die neu entstehenden Ausläufer aber gewöhnlich sofort mit der Niederblattbildung, weil sie an den in der Erde steckenden, dem Lichte nicht zugänglichen Sprosstheilen auftreten; die oben angeführte Erfahrung zeigt aber, dass man sogar den orthotropen Hauptspross nöthigen kann, nach unten zu wachsen, und wenn man derartige Sprosse verfinstern würde, würde ohne Zweifel Niederblattbildung an ihnen auftreten. Dass bei anderen Pflanzen die Niederblattbildung an Ausläufern nicht durch das Licht

1) Bot. Zeitung 1880 p. 794.
2) Warming a. a. O.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0016-2

bedingt wird, wurde an dem Beispiele von Adoxa früher erwiesen, eines der zahlreichen Beispiele dafür, dass ein Gestaltungsvorgang, der bei der einen Pflanze von äusseren Bedingungen abhängig ist, bei einer anderen durch „innere" Ursachen bestimmt wird, d. h. erblich geworden ist.[1]) Bei Circaea handelt es sich also bei der Umbildung von Laubsprossen zu Ausläufern um zwei Factoren: der eine veranlasst den Laubspross, nach unten, in die Erde, zu wachsen, der andere — der Lichtmangel — veranlasst ihn, statt der Laubblätter Niederblätter auszubilden.

Kehren wir zu dem Ausgangspunkt dieser Mittheilung, zu der Heterophyllie von Campanula rotundifolia, zurück, so möchte ich auf allgemeinere Folgerungen, die sich aus derartigen Thatsachen für die Vererbungslehre ziehen lassen, hier nicht näher eingehen, sondern vorerst nur Folgendes betonen. Die hier mitgetheilten Erfahrungen stehen ganz im Einklang mit den Vorstellungen über das Wesen der Entwickelung überhaupt, zu denen mich frühere Untersuchungen geführt haben. Vererbt werden bei Campanula rotundifolia nicht die Anlagen zweier (resp., wenn man die Mittelformen in Betracht zieht, sehr vieler) Blattformen, deren Auftreten nun von den verschiedenen Graden der Lichtintensität als auslösenden Factoren bestimmt würde. Vererbt wird nur die Anlage zur Rundblattform. Sie wird unter normalen Verhältnissen, d. h. wenn hinreichende Lichtintensität vorhanden ist, umgebildet in die Langblattform, und dieser Vorgang ist kein plötzlicher, sondern ein allmählicher, desshalb treten die Zwischenformen des normalen Entwickelungsganges auf. Im Verlaufe der Ontogonie eines einzelnen Langblattes treten solche Zwischenformen nicht mehr auf, weil der umbildende Factor sehr früh schon die Entwickelung der Blattanlage in andere Bahnen lenkt.[2]) Schalten wir ihn aber aus, indem wir die Pflanze unter andere äussere Bedingungen bringen, so tritt die durch Vererbung überlieferte Blattform wieder auf. Es ist eine reale Umbildung ganz ähnlicher Art, wie sie eintritt, wenn die Laubsprosse von Circaea im Dunkeln Schuppenblätter aus den Laubblattanlagen entwickeln.

1) Es ist wahrscheinlich, dass die Ausläufer von Campanula sich so verhalten, wie die von Circaea. Wenigstens sagt schon Warming (a. a. O. p. 86): „Dersom den allernederste Del of Hovedaxen ikke bliver daekket af Jorden, ville mange, maaske alle de af den udviklede Grene ikke blive blege, rod slaaende Jordgrene, men grönne Lövbladskud; det viser et nyt Exempel paa, af Metamorfosen afhaenger af de omgivende fysiske Forhold".

2) Man vergleiche das analoge, früher für Adoxa geschilderte Verhalten (Bot. Zeitg. 1880 a. a. O.).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05162-0017-8

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1896

Band/Volume: 82

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

Artikel/Article: Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung der Kakteen und anderer Pflanzen. II. Die Abhängigkeit der Blattform von Campanula rotundifolia von der Lichtintensität, und Bemerkungen über die Abhängigkeit der Heterophyllie anderer Pflanzen von äusseren Factoren. 1-13