

Ueber *Caulerpa prolifera*.

Ein Beitrag zur Erforschung der Form- und Richtkräfte in Pflanzen.

Von

Paul Klemm.

Mit 5 Textfiguren.

I.

Zur Orientirung über Aufbau und Lebensweise.

In *Caulerpa* haben wir eine Pflanze vor uns, die wegen ihres einfachen inneren Aufbaues bei einer morphologisch die verschiedenen Glieder der Gestaltung höherer Pflanzen besitzenden Ausbildung sehr geeignet ist, die Beziehungen zwischen der Form und den dieselbe bedingenden Kräften zu untersuchen.

Während eines Aufenthaltes in Neapel hatte ich Gelegenheit von diesem Gesichtspunkte aus Beobachtungen und Experimente mit jener Alge anstellen zu können. Es ist natürlich, dass es in der kurzen Zeit von etwa 7 Wochen, die ich in Neapel zubringen konnte, und die nur einen kleinen Theil der Entwicklungsperiode von *Caulerpa* umfasst, nicht möglich war, ein erschöpfendes Bild der biologischen und physiologischen Eigenthümlichkeiten dieser eigenartigen Pflanze zu gewinnen. Immerhin möchte ich die Ergebnisse meiner Untersuchung der Oeffentlichkeit übergeben, da ich nicht weiss, ob ich sobald wieder in die Lage komme, die Studien selbst fortzusetzen.

Wie jeder, der Gelegenheit hatte, die zoologische Station in Neapel zu ernsten Untersuchungen zu benutzen, sich der steten Hilfsbereitschaft und der ausserordentlichen Liberalität, die er bei seinen Studien dort erfahren, dankbar erinnern wird, so fühle auch ich mich gedrungen, den Herren, in deren Händen die Leitung und Erhaltung dieses Instituts liegt, den Herren Geheimrath Dohrn, Professor Eissig, Professor P. Meyer, dessen erfahrener, stets so bereitwillig ertheilter Rath mich zu besonderem Danke verpflichtet, sowie Herrn Professor Schönlein und Dr. Schöbel meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. In gleicher Weise fühle ich mich dem Curatorium der v. Römer'schen Stiftung in Leipzig, insbesondere

Herrn Geheimrath Prof. Dr. Pfeffer, für die Gewährung der Mittel, die mir diese Studienreise ermöglichte, zu herzlichem Danke verpflichtet.

Ueber die Vegetation von *Caulerpa* finden sich hauptsächlich bei Jansen¹⁾ und Berthold²⁾ die nöthigen Angaben. *Caulerpa* vegetirt periodisch. Der Beginn ihrer Entwicklung fällt in die Frühjahrsmonate. Als ich Anfang März nach Neapel kam, waren an dem aus der See heraufgeholtten Material die ersten Anfänge der Entwicklung zu erkennen, als ich Ende April wegging, hatten die diesjährigen Prolificationen der frisch gesammelten Pflanzen etwa eine maximale Länge bis 1 cm, und zahlreiche Neuanlagen waren im Begriff hervorzubrechen.

Die äussere und innere formelle Ausbildung, also Morphologie und Anatomie, sind schon von Nägeli³⁾ erschöpfend und auf das Klarste beschrieben.

Nur eine Correctur ist durch die damals nicht bekannte, erst mit Hilfe neuerer Präparationstechnik ermittelte und ermittelbare Thatsache, dass *Caulerpa* wie alle Siphonaceen viele Kerne enthält⁴⁾, unabweisbar geworden. Wir können heute, wenn wir den Begriff der „Zelle“ wie jetzt stillschweigend, aber allgemein üblich, nicht mehr rein formal fassen, sondern einen Zellkern mit einer ihm zugehörigen Protoplasmaportion als das Wesentliche für den Begriff „Zelle“ anerkennen, *Caulerpa* nicht mehr für einzellig erklären. Zellen von solcher Ausdehnung, wie sie von *Caulerpa* und den übrigen Siphonaceen erreicht sein würden, wenn sie den Zellen der höheren Pflanzen entsprechende Gebilde wären, sind sicherlich, wie von Sachs⁵⁾ jüngst auseinandergesetzt worden ist, ein Ding der Unmöglichkeit. Die Erfahrung lehrt, dass Zellen, die zweifellose Elementarorgane repräsentiren, nie eine gewisse sehr geringe Ausdehnung überschreiten, also unter den in der Natur obwaltenden Lebensbedingungen jedenfalls auch nicht überschreiten können. Dürfen wir also *Caulerpa* auch nicht für einzellig anerkennen, so widerstrebt es andererseits auch dem Bemühen nach einer klaren, den besonderen Verhältnissen Rechnung

1) Die Bewegung des Protopl. v. *Caulerpa prolifera*. Prgsh. Jb. Bd. 21. 1890.

2) Ueber die Vertheilung der Algen im Golf v. Neapel. Mitth. a. d. zool. Station z. Neapel. III. 1882.

3) Ueber *Caulerpa*. Schleiden u. Nägeli, Zeitschr. f. wissensch. Bot. I. Heft p. 134 ff.

4) Schmitz, Beob. üb. d. vielkernigen Zellen d. Siphonocladaceen. 1879.

5) Ueber einige Beziehungen der specifischen Grösse der Pflanzen zu ihrer Organisation. Flora 1893, S. 71.

tragenden Ausdrucksweise, Organismen, wie wir in *Caulerpa* einen vor uns haben, als mehrzellig zu bezeichnen.

Diese Sachlage hat denn auch zu der Erörterung geführt, ob Pflanzen der Art wie die Siphonaceen als „nichtcelluläre“ zu bezeichnen zweckmässig sei, wie Sachs seiner Zeit vorschlug. Eine solche Bezeichnung würde aber die Klarheit nicht fördern, weil sie, rein formal, dem Inhalt, den man jetzt in den Begriff „Zelle“ legt, nicht Rechnung trüge.

Alles das zeigte, dass uns ein treffender Ausdruck für die Bezeichnung der physiologischen Einheit, unabhängig von der Gestalt der Begrenzung, der selbständigen oder nicht selbständigen membranösen Umhüllung, fehlte, aber erwünscht war, da Formelement und Elementarorgan sich nun einmal nicht immer deckt, da die Elementarorgane nicht zugleich auch immer Formelemente sein müssen. Sachs¹⁾ hat neuerdings das Wort „Energide“ als Bezeichnung für die physiologische Einheit vorgeschlagen und ich werde mich hier öfter dieses Ausdrucks bedienen, der für eine präzise klare Verständigung grade bei der besonderen Gliederung der hier in Betracht kommenden Organismen sehr zweckmässig und willkommen ist.

Caulerpa ist also ein Organismus aus zahlreichen Energiden, die zu einem „Symplasten“²⁾ vereinigt sind, gewissermaassen ein berindetes, durch seinen Chlorophyllgehalt die Fähigkeit selbständiger Ernährung besitzendes Plasmodium bilden.

Die Berücksichtigung dieser Verhältnisse halte ich gerade deshalb für besonders wichtig, weil damit von gewissen Gesichtspunkten eine volle Analogie gegeben ist zwischen dieser Pflanze und höheren Pflanzen, die ebenfalls aus zahlreichen Energiden bestehen, wenn diese auch mit allem ausgestattet sind, womit sie ausgestattet sein können, also auch je von einer Membran umhüllt sind. Insofern nämlich, als beide als Staaten von Energiden erscheinen, die durch spezifische Anpassungen zu polaren Gegensätzen von einer Indifferenzzone aus, zu einer Gliederung in Stamm, Blatt und Wurzel führen.

Deshalb muss es uns auch erlaubt sein, zwischen den Vorgängen Analogieschlüsse zu ziehen, das, was wir an *Caulerpa* betrachtet haben, als vergleichbar anzuerkennen mit dem bei höheren, aus echten Zellen aufgebauten Pflanzen, und die allgemeinen Schlüsse aus den Beobachtungen an jener Alge als auch gültig für diese.

1) Beiträge z. Zellentheorie Flora 1892, S. 57 f.

2) Hanstein, Einige Züge a. d. Biologie d. Prot. S. 9. In Bot. Mitteil. H. IV.

Ein Wort noch über die Function der den Coeloblasten durchsetzenden Zellstoffbalken, betreffs deren in letzter Zeit von Noll und Janse Ansichten geäußert worden sind. Zuletzt hat Janse darüber gesprochen.¹⁾ Er kommt zu dem Schlusse:

„Wenn man alle Resultate zusammenfasst, . . . so kann es kaum mehr bezweifelt werden, dass die Balken hauptsächlich zu dem Zwecke da sind, zu besorgen, dass *Caulerpa*, auch bei erheblicher Turgorkraft, im Stande ist die zweckmässige äussere Form ihrer Organe beizubehalten.“

Es ist also eine mechanische Wirksamkeit, die Janse den Balken zuschreibt, während Noll²⁾ die Anschauung vertritt, dass die Festigkeit der Pflanze durch das Balkengerüst nur in geringem Grade erhöht würde. Noll fügt noch hinzu: „Es scheint mir das aber der geringste und zufälligste Nutzen zu sein, den dasselbe der Pflanze leistet.“ Er sucht die Hauptbedeutung in der hohen Leitungsfähigkeit für gelöste Stoffe. Der Hauptfactor für die Festigkeit, meint Noll, sei der hohe Turgor. Aber es ist dabei zu bedenken, dass der Turgor ein Produkt aus mehreren Factoren ist, dass er ein festes Widerlager voraussetzt. Er hat die mechanische Bedeutung der Zellstoffbrücken unterschätzt, weil er sie verkannte, weil er nur an die Biegungsfestigkeit dachte, die Balken nur in ihrer Widerstandsfähigkeit gegen Druck, nicht gegen Zug beurtheilte. Die Anschauung Janse's ist zweifellos die richtige.

Die Biegungselasticität, wie die Biegungsfestigkeit, sind im Vergleich zu den Graden dieser Eigenschaften bei höheren Pflanzen, hier bei *Caulerpa*, wie bei den meisten submersen Wasserpflanzen äusserst gering und werden ihnen hauptsächlich durch den Turgor verliehen. Sie brauchen auch jene Eigenschaften gar nicht in hohem Grade, weil die Differenz der Dichte der Pflanzenkörper und des umgebenden Mediums eine geringe ist und ihnen deshalb das Ausbreiten und die Erhaltung der angestrebten Lage und Plastik leicht gemacht ist.

Eine *Caulerpa* ist denn auch, wie die meisten Algen, von aussen senkrecht auf ihre Flächenausdehnung wirkenden Kräften gegenüber ganz widerstandsunfähig. Die Blätter knicken schon im Leben bei der geringsten Biegung ein, obschon ihnen der osmotische Druck noch einigen Halt verleiht. Ist dieser aber beseitigt, dann sind alle Theile der Pflanze so ohne inneren Halt, wie etwa ein durchfeuchtetes

1) l. c. S. 279.

2) Botan. Zeitung 1887, S. 478.

Blatt Papier. Man kann sich leicht davon überzeugen, wenn man eine Caulerpapflanze verletzt oder tötet.

Die Zellstoffbalken werden also in der Weise mechanisch wirken, dass sie zum Theil das Zellgerüst ersetzen, wovon allerdings auch Noll spricht, ohne aber die rechten Consequenzen daraus zu ziehen; ihre Widerstandsfähigkeit wird im Verein mit den im eigenen Innern des Organismus entwickelten zur Expansion drängenden Kräften — hauptsächlich dem Turgor — zur Erzeugung von Spannungen Anlass geben, die mit der Erhaltung der Plastik und Ausbildung einer jeden durch Evolution sich formenden Masse nothwendig verknüpft sind. ¹⁾

II.

Zur Orientirung über die Erforschung der formbildenden Einflüsse.

Die Abhängigkeit der Gestalt einer Pflanze wie eines jeden Organismus von äusseren Factors ist zu auffallend, als dass sie nicht natürlicherweise schon Jahrhunderte lang bekannt und Gegenstand des Nachdenkens gewesen wäre, und seit dem Erwachen der Naturwissenschaften zu neuem Aufschwunge manchen Forscher zu ernstesten experimentellen Untersuchungen veranlasst hätte.

Die Litteratur über die durch Erfahrung gewonnenen Thatsachen, die darauf Bezug haben, ist deshalb ausserordentlich reich. Kenntnisse über Aeusserlichkeiten besitzen wir daher in Hülle und Fülle. Die geotropischen und heliotropischen Erscheinungen gehören ja auch hierher.

Wenn wir uns aber fragen, wie es mit der Erkenntniss der Vorgänge steht, wie weit die Thatsachen genügen, um jene Vorgänge bei logischer Combination der letzteren zu begreifen, so müssen wir eingestehen, dass wir noch so gut wie nichts wissen. Roux ²⁾ hat heute noch vollkommen Recht mit dem Ausspruch: „So bleiben denn mit allem Geschehenen doch die morphologischen Grundprobleme ohne jede Erklärung: die Ausbildung von Richtungen aus den an sich richtungslosen oder die Gestaltung aus den an sich gestaltungslosen chemischen Processen.“

Veranlassende Ursache und Schlusseffect, Anfang und Ende sind uns wohl bekannt, aber was dazwischen liegt, warum und wie diese

1) Ueber die Bedeutung der Spannungen in dieser Hinsicht vergl. Pfeffer, *Physiol.* II, S. 14.

2) Beiträge z. Morphologie der functionellen Anpassung. *Archiv f. Anat. u. Physiol.*, 1883, S. 76.

Schlusseffecte zu Stande kommen, die Mechanik ist uns weder bei den durch Licht, noch durch die Schwerkraft, noch durch irgend einen anderen formbedingenden Factor veranlassten bekannt.

Wie wenig weit man gekommen ist, zeigt sich auch darin, dass man trotz der vielen Untersuchungen noch nicht einmal die Ursachen der Polarität kennt, die eins der näheren Ziele der Forschung, die auf die Bedingungen des Zustandekommens der Formen abzielt, wird sein müssen.

Den Versuch einer Erklärung, wie Schwerkraft und Licht wirken, finden wir bei Hofmeister¹⁾ gemacht und mit folgenden Worten eingeleitet: „Der denkenden Naturbetrachtung ist es unabweisbares Bedürfniss, sich eine Vorstellung über die Mechanik der Beeinflussung zu bilden, welche die Schwerkraft und die Beleuchtung in unter sich so ähnlicher, und beide in doppelartiger, bald hemmender, bald fördernder Weise auf die Gestaltung wachsender Pflanzentheile üben. Der Versuch zur Bildung einer solchen Vorstellung ist bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse nothwendig auf Hypothesen angewiesen, welche auf nur wenige leitende Thatsachen sich gründen.“

Hofmeister stellte eine solche Hypothese auf, zwar mit aller Reserve, mehr nur um zur Ueberwindung der Scheu vor dem Angreifen dieser Fragen zu veranlassen, wie er am Schlusse des diesem Gegenstande gewidmeten Absatzes ausspricht.²⁾

Zwar hat seitdem die Forschung betreffs des Problems der Ursachen der specifischen Gestaltung nicht stillgestanden. Was darüber geleistet worden, ist in einer Uebersicht der einschlägigen Untersuchungen und Erörterungen in Pfeffer's Physiologie³⁾ kurz und klar zusammengefasst.

Aber es liegen auch heute noch nicht so viel leitende Thatsachen vor, dass eine weitere Erörterung der letzten Ursachen fruchtbar sein würde. Dass man in der Erforschung dieses Berührungsgebietes zwischen Physiologie und Morphologie nicht rascher vorwärts gekommen, mag zum guten Theil darauf beruhen, dass die bezüglichen Untersuchungen fast nur an höheren Pflanzen ausgeführt wurden, bei denen die mannigfachsten Complicationen im Spiele sind, deren Wirkung es erschweren würde, die Bedeutung der einzelnen Factoren zu erkennen, auch wenn wir mit diesen so genau bekannt wären, um sie in jedem Falle gebührend würdigen zu können.

1) Allgemeine Morphologie S. 629 u. f.

2) Allgem. Morphol. S. 633.

3) Bd II S. 174 f.

Ein Forscher, der ganz besonders sich das Grenzgebiet zwischen Physiologie und Morphologie als Arbeitsfeld erwählt, Vöchting, macht auf den Werth und die Nothwendigkeit aufmerksam, einfachere Organismen, wie *Caulerpa*, auf ihre formbestimmenden Ursachen zu untersuchen. ¹⁾

Wenn wir uns den Bau von *Caulerpa* im Vergleich zu höheren mehrzelligen Organismen nochmals vergegenwärtigen, so ist Folgendes besonders hervorhebenswerth. Auch in *Caulerpa* haben wir eine Pflanze vor uns, die aus vielen Lebenseinheiten, vielen Energiden zusammengesetzt ist, eine Pflanze, welche die polaren Gegensätze geotropisch positiv und negativ reagirender, chlorophyllhaltiger und chlorophyllfreier Sprossglieder entwickelt. Aber es fallen die rein mechanischen Spannungen weg und es fällt die Transpiration weg, zwei die Gestaltbildung beeinflussende Factoren, von denen der erstgenannte von ausserordentlicher Bedeutung ist, von denen auch der zu zweit angeführte nicht zu unterschätzen sein dürfte, da von ihm die für das Leben so wichtige Nährsalzzufuhr abhängig ist. Wir haben es hier nur mit einer Genossenschaft auch bei abgeschlossener Entwicklung noch fast gleichartiger Elemente zu thun, die einer verhältnissmässig freien Bewegung fähig sind und mit einander in unmittelbaren Verkehr treten können.

Bei dieser Analogie mit den Formen höherer Pflanzen und der Einfachheit des Baues und Stoffverkehrs, vor allen Dingen aber, weil die Elemente so gleichartig sind, ist es einleuchtend, dass *Caulerpa* ein vielversprechendes Object für die Erforschung der Wirkungsweise formbildender Factoren ist.

Wir dürfen a priori bei *Caulerpa* annehmen, dass jede Energide potentiell zum Aufbau jeder Art von Prolificationen, der wurzelartigen, der stammartigen wie der blattartigen befähigt ist, ist dies doch bis zu einem gewissen Grade selbst bei höheren Pflanzen der Fall, unsomehr hier, wo die Schranken der Einzelbegrenzung durch Membranen und die damit im Zusammenhang stehenden mechanischen Hindernisse und Spannungen der verschiedensten Art in Wegfall kommen, die bald eine relative Starrheit der Form und des physiologischen Systems bedingen.

Man darf also von folgenden Erwägungen ausgehen: Ist es möglich, eine grössere Masse Protoplasmas aus einer *Caulerpa* zu isoliren,

1) Ueber Organbildung im Pflanzenreich, 1878, S. 250. Vöchting fasst übrigens dort *Caulerpa* noch als einzelligen Organismus auf. Doch ist auch Vöchting von der Berechtigung der Analogisirung mit höheren mehrzelligen Organismen überzeugt.

welches anfangs formlos nur dem Abrundungsbestreben folgt, so muss ich, wenn es ferner möglich ist, dasselbe in lebens- und entwickelungsfähigem Zustande zu erhalten, beobachten können, inwiefern äussere Factoren eine polare Ausbildung verursachen. Es wäre damit positiv zu entscheiden, ob bei dem Zustandekommen polarer Gebilde überhaupt äussere Factoren nothwendig sind oder nicht. Sind sie es, so dürfen bei Ausschluss derselben die sich regenerirenden Gebilde ihre Form nicht ändern, nur ihre Ausdehnung, sie müssen als kuglige Gebilde fortwachsen.

Eine solche Protoplasamasse dem dauernd einseitigen Einfluss der Schwerkraft und des Lichtes entziehen, ist möglich, auch beides gleichzeitig, und möglich ist auch, einseitigen Contact mit dichteren Medien¹⁾ und stetig einseitig wirkende Diffusionsströme zu verhüten. Dies sind aber die Hauptfactoren, die von aussen als formbedingend in Betracht kommen.

Es würden derartige Experimente natürlich vor allem davon abhängig sein: ob es möglich ist, den Caulerpen Protoplasamassen zu entziehen, ohne dass die Lebens- und Entwicklungsfähigkeit der letzteren aufgehoben wird.

Meine Bemühungen in dieser Beziehung während meines Aufenthaltes in Neapel sind allerdings gescheitert, indessen ist damit die Unmöglichkeit des Gelingens noch nicht besiegelt; ich glaube vielmehr, dass die Hoffnung darauf sehr wohl begründet ist. Denn es sind noch sehr kleine Stücke von *Caulerpa* regenerationsfähig, bei denen die blossgelegten Stellen schon verhältnissmässig grosse Ausdehnung besitzen. Es ist dies auch nach allem was wir über die Regenerationsfähigkeit kleiner Theile des Symplasten der Siphonaceen wissen²⁾, nicht weiter überraschend. Ferner erhielten sich vorsichtig durch sanften Druck aus angeschnittenen *Caulerpa*exemplaren ausgestreifte Plasmaportionen von wenigen Cubikmillimetern Volumen, die in Reagensgläsern unter continuirlichem Wasserwechsel gehalten wurden, in einem Zustande, der vermuthen liess, dass das Leben in ihnen noch nicht erloschen war — freilich stützt sich diese Annahme nur auf den äusseren Anschein, besonders die Erhaltung der Chlorophyllkörper, bei deren Empfindlichkeit aber wohl ein solcher Schluss gerechtfertigt ist.

Erst nach 2—3 Tagen schwammen die Massen als entfärbte Flocken auf der Oberfläche. — Ich mochte natürlich solcherlei Experimenten,

1) Etwa durch Einschliessen in einen nicht leicht zersetzlichen colloidalen Körper, wie Agar.

2) S. Pfeffer, Physiologie II. S. 173.

von denen ja immerhin sehr zweifelhaft war, ob sie in der mir zur Verfügung stehenden Zeit von Erfolg begleitet sein würden, nicht allzuviel Zeit widmen und habe demgemäss in der Hauptsache mit Theilen von *Caulerpa*-exemplaren gearbeitet, deren Entwicklungsfähigkeit sicher stand, bei denen also die Polarität ausgebildet und mithin auch den Neubildungen inducirt ist, wie allen durch Evolution auf einer vorhandenen Basis entstehenden Gebilden.

Ich war mir übrigens wohl bewusst, dass dergleichen Probleme nicht im Handumdrehen, nicht während eines kaum zweimonatlichen Experimentirens mit physiologisch und biologisch noch wenig untersuchten Objecten zu lösen sind, und es machen diese Untersuchungen nur darauf Anspruch, eine Pionierarbeit, eine Vorarbeit zu sein, mit dem unmittelbaren Zwecke, das Object näher kennen zu lernen und zu sehen, ob Culturbedingungen, Wachstumsverhältnisse und was der für physiologische Untersuchungen wichtigen Umstände mehr sind, ein erfolgreiches Arbeiten mit diesem Objecte versprechen.

Vor allen Dingen wurden die Wirkungen des Lichts und der Schwerkraft auf die Ausbildung der Prolificationen, insbesondere der foliären, studirt und das gegenseitige Verhältniss dieser Wirkungen wie es sich bei *Caulerpa* äussert. Ferner wurden noch Untersuchungen über die Wirkung der Berührung mit festen Körpern angestellt und die Wirkung einseitiger Diffusion; indessen war es mir unter den obwaltenden Verhältnissen nicht möglich, dieselben mit all' der Sorgfalt und unter all den Vorsichtsmaassregeln anzustellen, die allein zweifellose Ergebnisse verbürgen. Besonders von diesen letzteren Experimenten gilt es, dass sie auf nicht mehr Anspruch machen, als Vorversuche zu sein. Daraus wird im Allgemeinen ersichtlich sein, innerhalb welches Rahmens sich die Untersuchungen bewegten.

III.

Beobachtungen über die Formbildung bei *Caulerpa*.

Einer der wichtigsten formbildenden Factoren ist bei *Caulerpa* das Licht; es ist offenbar der mächtigste, der am meisten in die Augen fallende Wirkungen hervorbringende Factor, wie schon Noll hervorgehoben.¹⁾

Es lässt sich in gedrängter Kürze ausdrücken, welche Bedeutung er hat: Ohne Licht keine foliären Prolificationen. Dieser Satz ist unbestreitbar. Verdunkelt man *Caulerpen*, so wachsen sie fort, bilden neue Prolificationen, aber dieselben haben, so viel ich be-

1) Ueber d. Einfluss der Lage auf die morphol. Ausbildung einiger Siphoneen.

obachtet habe, nie blattartige Form; selbst eine Andeutung der Verschiedenheit der Querschnittsdurchmesser konnte ich nicht beobachten; es waren stets cylindrische Gebilde mit kreisförmigem Querschnitt. Es fragt sich, gilt auch die Umkehrung: Werden bei Licht nur blattartige Prolificationen gebildet, keine rhizoidartigen, keine stammartigen?

Nach den Beobachtungen, die ich an Material, welches ich in einem Wasserbehälter in der zoologischen Station vorfand, anzustellen Gelegenheit hatte, sowie nach den absichtlich angestellten Experimenten habe ich keinen dem widersprechenden Fall beobachtet.

Dennoch glaube ich ihn nicht für unbedingt erwiesen hinstellen zu dürfen. Aus folgenden Gründen nicht.

Ich habe überhaupt nur einen einzigen Fall von Rhizoidbildungen beobachten können, der später noch näher besprochen werden wird; auch stammartige Neubildungen waren in meinen Culturen äusserst selten und nie neu entstanden, sondern nur Zuwachse frisch aus dem Meere geholter Exemplare.

Die vorhin erwähnten Caulerpa-Exemplare waren von Dr. Hauptfleisch im November des Vorjahres (1892) in das betreffende Bassin gebracht worden, sie hatten also über 4 Monate in dem mit der einen Langseite nach der Wand gekehrten, mit der Schmalseite dem nahen Fenster zugekehrten Behälter verbracht und hatten zahlreiche neue Prolificationen getrieben. Zur Einfallsrichtung zeigten diese offenbar gleichsinnige Stellung, nämlich mit der Längsachse schräg nach oben, dem Fenster zu gerichtet, die Flächen meist nach oben; sie waren also unter den gebotenen Verhältnissen, wie gewöhnlich bei Zimmerbeleuchtung mit einseitig von einem Fenster einfallenden Licht, longitudinal heliotropisch.

Sie waren zwar in ihrer Lage oft gestört worden durch Hantiren im Behälter, die Formen der Prolificationen verriethen dies durch den Besitz zahlreicher Biegungen — aber die Erscheinung war nach wenigen Tagen der Ruhe sehr deutlich wieder zu beobachten, alle Neuzuwachse waren parallel zur Einfallsrichtung des Lichtes weitergewachsen. S. Fig. 1.

Der Charakter der neu hinzugewachsenen Theile war ein ganz eigenartiger¹⁾, wie ich ihn an den im Meere gewachsenen Exemplaren nie beobachten konnte, ganz abgesehen von der geringeren Grösse der in Cultur befindlichen Prolificationen. Während nämlich normaler Weise die foliären Prolificationen nur mit einem an der Spitze gelegenen Vegetationspunkte weiter wachsen bis zur vollständigen

1) Vergl. Janse, l. c. S. 169 . . . u. Noll, Experimentelle Unters. üb. d. Wachstum d. Zellmembran. Abh. d. Senckenb. naturf. G. Bd. XV. S. 131.

Einstellung des Wachsthums, und neue Auszweigungen meist nur aus der Fläche der Mutterblätter sich entwickeln, wachsen sie bei den in Cultur gehaltenen bald mit mehreren Vegetationspunkten weiter, verzweigen sich also in derselben Ebene, oft sehr regelmässig dichotomisch. Die Zweigproliferationen werden dabei immer schmaler, so schmal schliesslich, dass die Aehnlichkeit mit Rhizoiden sofort in die Augen springt, da eine Verzweigungsebene jetzt nicht mehr zu unterscheiden ist.

Während die Blätter im Meere bis 15 mm und darüber breit werden — ich fand sie meist 10 bis 12 mm breit — sank die Breite der im Behälter gebildeten bis auf nur $\frac{1}{2}$ mm herab.

Man könnte vermuthen, dass das Austreiben während der eigentlichen Zeit der Winterruhe von Einfluss gewesen sei, indessen zeigten die unter meinen Augen im Frühjahr sich im Bassin bildenden Proliferationen dieselben Formen.

Wie viel etwa bei dieser Art der Ausbildung der Intensität der Beleuchtung zuzuschreiben sein mag, ist schwer zu beurtheilen.

Jedenfalls sind die Bildungen auch denen ähnlich, die bei Verdunkelung entstehen. Es ist dies um so auffälliger, als man nicht annehmen kann, dass die Beleuchtung im Laboratorium eine weniger intensive sei, als in der Meerestiefe, in welcher *Caulerpa* wächst, d. h. etwa bis 15 Meter unter dem Meeresspiegel. ¹⁾

Durch das Fenster, von welchem aus das Zimmer beleuchtet wurde, fiel am Nachmittag sogar unmittelbar das Sonnenlicht ein, das manchmal

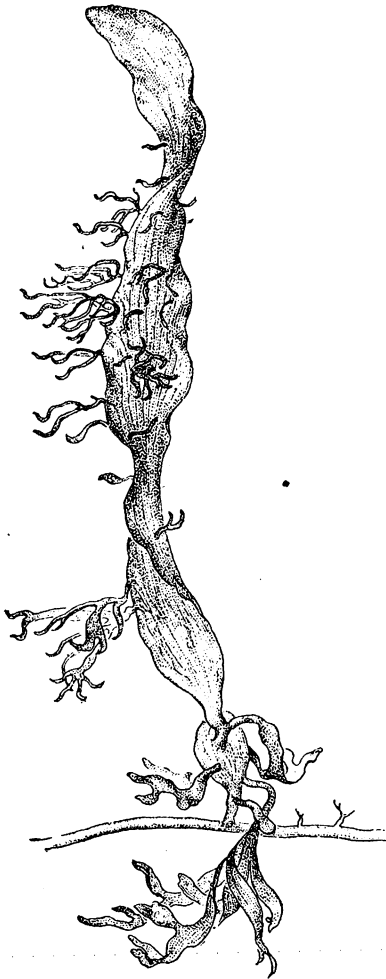


Fig. 1.

1) Berthold, l. c. S. 432.

auch die Algen getroffen hat. Es liegt also eher der Gedanke nahe, dass eine Beleuchtung über das Optimum derselben stattgefunden hat. Hier klar zu sehen, wären vergleichende Messungen der Lichtintensität Bedingung. Ob vielleicht noch andere Factoren in Betracht kommen, wie die Wärme, lasse ich auch dahin gestellt. Dass durchschnittlich, trotz des continuirlichen Wasserwechsels in den Behältern, die Temperatur eine höhere ist, wie im Meere und vor allen Dingen grösseren und rascheren Schwankungen ausgesetzt ist, ist klar, und es ist wohl möglich, dass die Wärme nicht nur auf die Stoffproduction, sondern unmittelbar auch auf die Entstehung der Vegetationspunkte und damit nicht nur auf die Grösse oder die Schnelligkeit des Wachsthum, sondern auch auf die Form einwirkt. Mangel des Lichts bewirkt deutlich eine Verschmälerung der Prolificationen und eine reichlichere Verzweigung, also insofern eben das, was wir bei den im Bassin gewachsenen besprochen, aber sie sind im Vergleich zu jenen viel länger gestreckt. Die Verhältnisse sind also insofern denen bei höheren Pflanzen vergleichbar, als das Wachsthum in der Längsrichtung im Verhältniss zu dem der Querrichtung überwiegt, wenn auch keine Ueoberverlängerung im Vergleich zu den normalgewachsenen stattfindet.

Bei vollständiger Verdunkelung wachsen die Sprosse eine Zeit lang cylindrisch weiter, bekommen cylindrische Prolificationen, die sich ebenfalls reich verzweigen, sie werden chlorophyllfrei und sind insofern den Rhizoiden ähnlich, aber der Charakter ist dennoch kein rhizoidartiger; dies liegt einestheils daran, dass die Verzweigungen nicht dichte Büschel bilden an einem kurzen dicken Hauptglied, wie dies bei den Rhizoiden meist der Fall ist, sondern kandelaberartige Formen besitzen.

Vor allen Dingen ist es natürlich der Gegensatz des positiven und negativen Geotropismus, der beiderlei Bildungen unterscheidet.

Bei diesen Verdunkelungsexperimenten ist nun allerdings immer zu bedenken, dass gleichzeitig mit ihnen eine Ernährungsstörung verbunden ist, infolge der Unterbrechung oder Hemmung der Assimilation.

Will man also zur Klarheit kommen, was allein Wirkung des einen oder des anderen Factors ist, so müssen noch andere Wege eingeschlagen werden.

Das beste wäre, wenn man künstliche Nahrungszufuhr, genau so wie die Assimilationsthätigkeit sie normalerweise bietet, schaffen und damit die verdunkelten Objecte ernähren könnte. Das setzt indessen die genaue Kenntniss der Produkte in qualitativer und quantitativer

Beziehung und die Möglichkeit voraus, sie successive zuzuführen, Bedingungen, die zur Zeit nicht zu verwirklichen sind.

Wir sind also darauf angewiesen, auf anderen, indirecten Wegen zum Ziele zu kommen, wenn wir erfahren wollen, welche Wirkung das Licht als Richtkraft, welche es als Energiequelle für den Stoffwechsel spielt. Ein solcher wäre die Einwirkung des Lichtes unter gleichzeitiger Verhinderung der Assimilationsthätigkeit; dies lässt sich dadurch erreichen, dass man die Objecte unter Entziehung der Kohlensäure im Licht wachsen lässt. Experimente dieser Art konnte ich indessen nicht mehr ausführen.

Aber es erlaubt auch ein anderer Weg Schlüsse darauf, zu welchen Formen die normale Stoffzufuhr unabhängig von der einseitigen Beleuchtung führt, nämlich, wenn wir eine allseitig gleichmässige Beleuchtung herstellen, wie das durch Drehung um eine verticale Axe zu erreichen ist. Dieses Experiment habe ich ausgeführt. Es hatte das Ergebniss, dass trotz der durch die Drehung hergestellten succesiven Beleuchtung von allen Seiten die heranwachsenden Prolifcationen sich blattartig entwickelten. Eine bestimmte Orientirung der Flächen war dabei nicht zu erkennen.

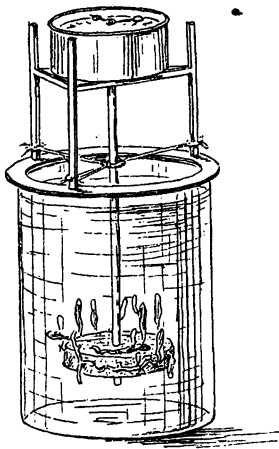


Fig. 2.

Das Experiment wurde folgendermassen angestellt. Die Axe einer amerikanischen Weckeruhr wurde durch einen Glasstab verlängert, am Ende dieses Glasstabes war ein grosser Kork angebracht, an dem die Objecte angesteckt wurden. Die Uhr war horizontal an einen eisernen Dreifuss befestigt, der auch noch eine Führung für die Axe — ein Kupferdrahtring an nach den drei Füssen ausgespannten Bindfäden — trug. Diese Vorrichtung wurde einem Culturgefäss aufgesetzt, in der Weise, dass der Ring des Dreifusses auf dem Rande des Glasgefässes ruhte und der Kork mit den Objecten in der Wassermasse rotirte. S. Fig. 2. 1 Umdrehung fand in 1 Stunde statt.

Nach dem vorhin mitgetheilten Versuchsergebnisse scheint es also, als ob die Zufuhr genügender Assimilationsstoffe die Hauptsache für die blattartige Entwicklung wäre, als ob diese vom Licht abhängig wäre nicht insofern dieses einseitig einwirkend die Rolle einer Richtkraft für die Protoplasmathätigkeit spielt, sondern weil es die

normale Stoffproduction unterhält, eine genügende Ernährung veranlasst. Die Ausbildung der Prolificationen zu blattartigen Gebilden geschähe dann also aus inneren Ursachen, wäre eine erblich inducirte.

Der Geotropismus kommt überhaupt erst bei Verdunkelung der Objecte zur Geltung, denn die Wirksamkeit der in der Richtung der Lothlinie sich äussernden Kräfte ist so schwach im Verhältniss zu der des Lichtes, dass, sobald dieses einwirkt, die geotropische Richtkraft vollständig zurücktritt und dem Beobachter, wenigstens wenn er nicht Präcisionsmethoden anwendet, nicht als Componente der angenommenen Richtung in die Erscheinung tritt, gar nicht mehr eine Beeinflussung der Stellung zu haben scheint.

Dieses Verhältniss zwischen der Wirkung der Lichtreize und der Schwerkraftreize ist uns, da die Erscheinungen fast nur bei Gewebspflanzen studirt wurden, ungewohnt, denn bei diesen ist das Streben der Entwicklung in der Richtung der Lothlinie, der Geotropismus, auch bei oberflächlichster Betrachtung auf den ersten Blick als mächtiger Factor zu erkennen, unter Umständen mächtiger wie der Heliotropismus. Mir ist kein Fall bekannt, dass Gewebspflanzen, die man invers stellt und von unten beleuchtet, entgegen der geotropischen Richtkraft invers fortwachsen, sondern sie krümmen sich stets aufwärts. Der Geotropismus erweist sich unter diesen Verhältnissen mächtiger wie der Heliotropismus. Anders bei *Caulerpa*.

Sprosse von *Caulerpa* wachsen, von unten beleuchtet, invers weiter¹⁾, in entgegengesetzter Richtung, wie sie im Dunkeln gewachsen sein würden.

Für solche Experimente zur Beleuchtung von unten finden sich in der zoologischen Station dreifüssige Ständer, auf welche entsprechende Glasschalen zu setzen sind, in denen man die Objecte an Korkringe tragende Glasstäbe befestigt. Man darf dies natürlich nicht mit Metallnadeln thun; ich benutzte dazu leicht herzustellende Glasnadeln oder Seeigelstacheln.

Nach den Ausführungen Bertholds²⁾ könnte es scheinen, als reagire *Caulerpa* und andere Algen auf die in der Richtung der Lothlinie wirkenden Kräfte überhaupt nicht. *Caulerpa* thut es aber³⁾,

1) No 11, Ueber d. Einfluss der Lage etc. Arb. d. bot. Inst. z. Würzburg III. S. 472.

2) Pringsh. Jahrb. Bd. 13. S. 572.

3) Für *Vaucheria* ist dies bereits von Sachs, Lehrb., 4. Aufl., S. 813, angegeben.

nur eben schwach. Um das experimentell zu zeigen, muss aber dem Verhältniss zwischen Lichtwirkung und Schwerkraftwirkung Rechnung getragen werden, das übermächtig wirkende Licht muss ausgeschlossen werden. Es zeigt sich denn auch, dass bei vollständigem Lichtabschluss die Fortentwicklung der Prolificationen in der Richtung der Lothlinie erfolgt und bei einer Lageveränderung des Objects immer wieder in dieselbe einlenkt.

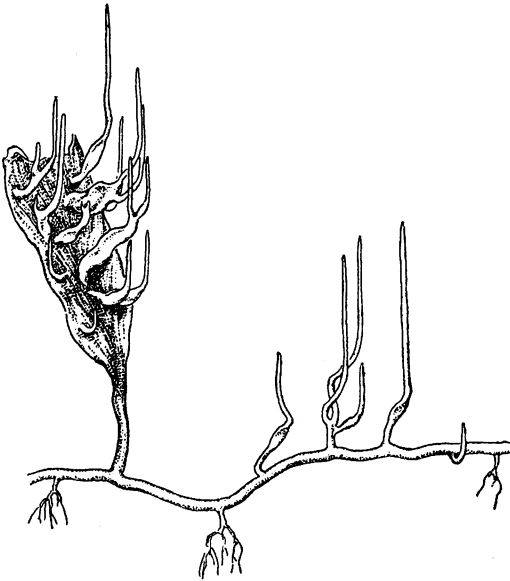


Fig. 3.

In eine grössere, mehrere Liter fassende Cuvette wurden Caulerpa-Stücke, die alle Arten von Prolificationen besaßen, in allen Stellungen zum Horizont eingesetzt. Dann und wann, in der Regel nach 2 bis 3 Tagen, wurde das Wasser gewechselt. Nach 17 Tagen hatten die vorhandenen Prolificationen sämtlich lothrechte cylindrische Neuzuwachse erfahren und hatten ausserdem zahlreiche neue aufwärts gerichtete Prolificationen gebildet von 1,5 bis 2,5 cm Länge. S. Fig. 3.

Nun wurde die Lage der

Versuchsobjecte wiederum so geändert, dass die neu hinzugewachsenen Stücke in horizontale oder lothrecht invers gerichtete Stellung kamen. Nach 2 Tagen bereits waren an allen Spitzen verticale Neuzuwachse zu beobachten, sowohl bei den invers gestellten, den Boden berührenden, wie bei denen in horizontaler Lage. Sie blieben nachher noch eine Woche stehen und wuchsen auch dann noch ein Stück weiter.

Die geringe Ausserung der geotropischen Richtkraft hat zur Folge, dass auch bei Ausschluss derselben durch Drehung um eine horizontale Axe die Gestalt und Wachstumsrichtung zum Horizont nicht eine so auffällige Abweichung von dem Gewohnten zeigt, wie das beim Horizontalfortwachsen höherer Pflanzen der Fall ist.

Ich habe mir angelegen sein lassen, solche Klinostatenexperimente mit Caulerpa auszuführen. Das Ergebniss war, dass die Pro-

lificationen sich nicht in einer zur Drehungsaxe regelmässigen Richtung fortentwickeln. Wohl aber haben die Flächen, in welchen die blattartigen Prolificationen ihre grösste Ausdehnung erlangen, eine zur Drehungsaxe bestimmte, nämlich parallele Lage; bei den meisten so, dass die Verlängerung durch die Axe selbst hindurchgegangen sein würde.

Ueber Versuchsanstellung und Apparat sei Folgendes mitgetheilt. Der Klinostat war ein Apparat, den ich in der zoologischen Station nahezu betriebsfähig vorfand, an dessen Construction Herr Professor P. Meyer und Herr Professor Schönlein Theil haben. S. Fig. 4. Er war mit sehr einfachen Mitteln hergestellt, aber den Zwecken vollständig entsprechend, und bestand im Wesentlichen aus einer Pendeluhr, welche, an einem Stativ befestigt, durch Vermittlung eines Fadens die in einem Bassin angebrachte gläserne Welle in Bewegung setzte, die an einem Ende mit einer Platinspitze, am anderen mit einem Hartgummizapfen in Lagern aus Hartgummi drehbar war. Bassin und Stativ standen auf einem hohen Tisch — etwa von Brusthöhe — in dessen Platte an entsprechender Stelle ein Loch ausgesägt war, um Uhrketten und Gewicht freie Bewegung auf einer thunlichst langen Bahn zu gewähren. Die Scheiben, über welche die Treibschnur lief, hatten verschieden tiefe Einschnitte, so dass Drehungen von verschiedener Geschwindigkeit möglich waren. Die Objecte wurden an Korkringe, die auf die Axe gesteckt waren, mit Glasnadeln oder Seeigelstacheln befestigt. Das Wasser in dem Behälter wurde durch stetigem Zu- und Ablauf erneuert, das Niveau durch einen aus einem dreifach gebogenen Glasrohr hergestellten Niveauhalter constant erhalten. — Als Umdrehungsgeschwindigkeit wurde eine solche von 20 Minuten gewählt. — Der Apparat war so aufgestellt, dass das Licht aus einem hohen nach Norden gerichteten Bogenfenster senkrecht zur Drehungsaxe einfiel, er stand von diesem Fenster etwa 2 Meter entfernt. Im Gange war derselbe 18 Tage. Als Versuchsobjecte wurden sowohl blattartige, wie stammartige Prolificationen in den Apparat gebracht, sie wurden theils parallel, theils vertical zur Drehungsaxe befestigt. Nach einer Beobachtung am 12. Tage hatten sämtliche Versuchsobjecte zahlreiche Neuzuwächse älterer und neuer Anlagen getrieben, alle von Blattcharakter mit spitzkeilförmiger Basis und stumpfer Endigung; dieselben waren intensiv grün, nur die Spitze war chlorophyllfrei, wie immer bei noch wachstumsfähigen Prolificationen.

Betrachtete man die Objecte im Apparate senkrecht zur Richtung

der Axe, so sah man auf die grössten Durchmesser der Blattgebilde; beobachtete man sie in der Richtung der Axe, so sah man auf die

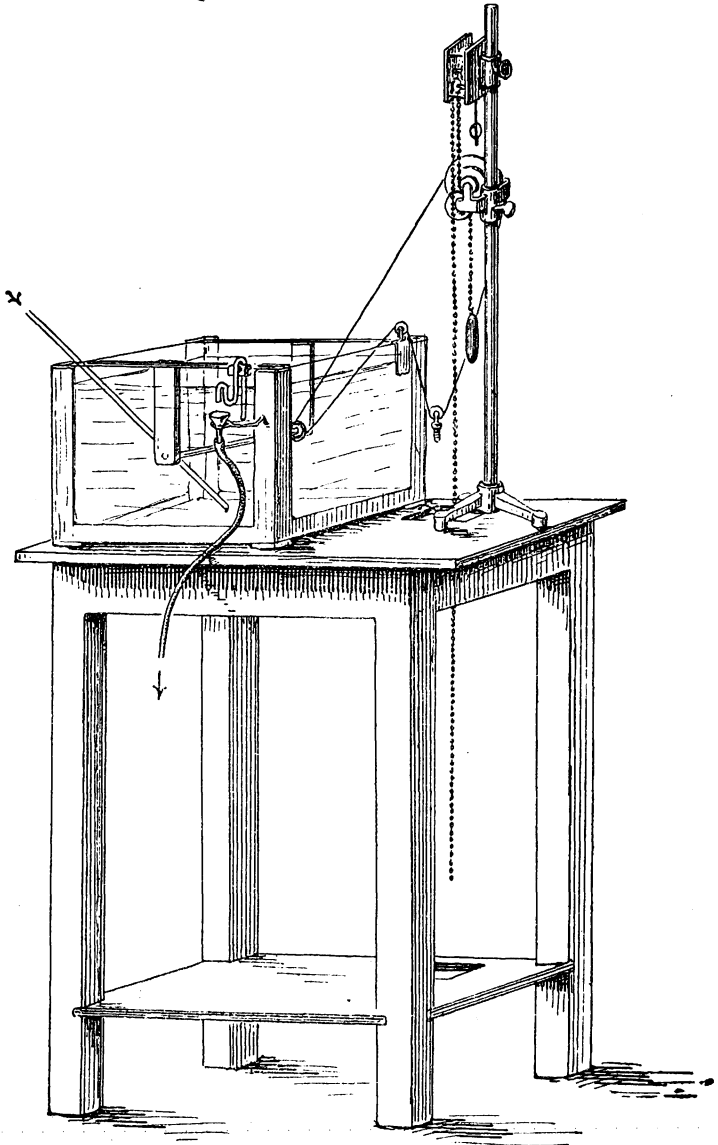


Fig. 4.

kleinsten Durchmesser. Die Flächen der blattartigen Prolifcationen würden bei ihrer Ausbreitung sich zum grössten Theil in der Drehungsaxe geschnitten haben oder doch ihr parallel gewesen sein. — Schon

jetzt war zu beobachten, dass die Prolificationen an der Spitze zu einer korkzieherartigen Drehung der Flächen neigten. Diese Drehungen wurden später noch deutlicher. Sie waren alle gleichsinnig, werden also einem gemeinsamen Einflusse zuzuschreiben sein; als solchen bin ich geneigt, die Strömungen anzusehen, die durch die Wassercirculation im Verein mit der Bewegung entstanden, welche die Drehung der Axe mit den Objecten hervorruft. Ich bin der Sache indessen nicht weiter auf den Grund gegangen, in Folge der Beschränkung, die mir mit Rücksicht auf die Zeit für die Ausdehnung der Experimente auferlegt war. Am Schlusse des Experimentes hatten die meisten der Prolificationen an den Spitzen sich ein oder zweimal gabelig verzweigt.

Es wurde nun auch zum Vergleiche ein Klinostatenversuch im Dunkelzimmer vorgenommen. Als ich meinen Aufenthalt abbrechen musste, waren die Neuzuwachse noch sehr gering, erst wenige (1—3) mm; an der Richtung der Hauptachse derselben war in Bezug auf die Drehungsachse noch keine Regelmässigkeit zu erkennen. Allerdings schien es, als ob die Spitzen senkrecht zur Drehungsaxe abzubiegen geneigt wären. Das würde bedeuten, dass sie als Wachstumsrichtung die Richtung des geringsten Widerstandes gegen das in geringer Bewegung befindliche umgebende Medium angenommen hätten, also der durch die Rotation verursachten Strömung folgten. Zwar ist der Versuch durch Gefälligkeit des Herrn Dr. Schöbel noch einige Zeit im Gange erhalten worden, doch war an dem conservirten mir zugesandten Material über die Stellung der Sprosse zum Horizont und zur Drehungsaxe nichts mehr deutlich zu erkennen. Es zeigte sich aber, dass eine reiche Verzweigung der zarten cylindrischen Sprosse eingetreten war.

Unter den aus dem Meere gefischten Exemplaren von *Caulerpa* findet man hin und wieder solche, an denen Rhizoidbildungen unmittelbar aus den Blättern, nicht nur aus den mehr oder weniger horizontale Richtung einhaltenden stammartigen, Rhizomcharakter besitzenden Gliedern der Pflanzen hervorbrechen. Auch diese stammartigen Glieder entspringen hin und wieder unmittelbar den blattartigen Prolificationen, s. Fig. 5. Es scheint dies allerdings ein seltener Fall zu sein, die Regel ist, dass die stammartigen Prolificationen an gleichartigen Gliedern ihren Ursprung nehmen. Für die Bedingungen der Bildung derselben auf Grund von Experimenten Anhaltspunkte zu gewinnen, ist mir nicht gelungen. Auch bei solchen, die ich den normalen Verhältnissen entsprechend eingepflanzt hatte, d. h. das Stämmchen

horizontal, mehr oder weniger tief bedeckt mit Seesand oder demselben aufliegend, konnte ich keine Neubildungen der Art beobachten. Auch ziemlich tief im Sande neuentstandene Anlagen wuchsen, ihn durchbrechend, aufwärts als schmale blasse, anfangs wohl cylindrische, aber später doch deutlich flache blattartige Gebilde.

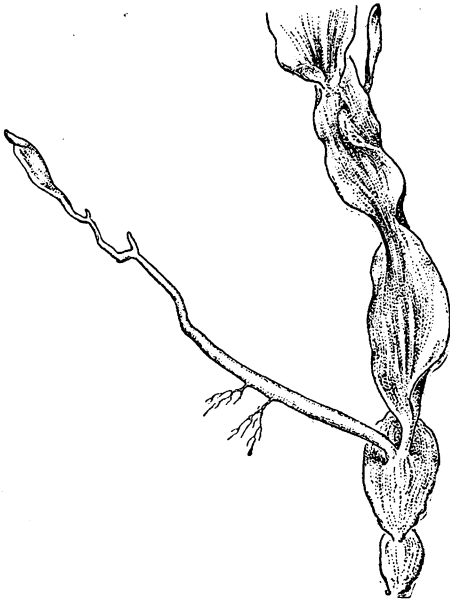


Fig. 5.

die Auszweigungen der vorjährigen rhizoidalen Prolifcationen zu Grunde gegangen und nur der dickere Basaltheil als kleiner Zapfen übrig geblieben. Auch an den von Hauptfleisch in den Wasserbehälter verpflanzten Caulerpen hatten sich keine Rhizoiden gebildet.

Aus den Experimenten, die ich anstellte, geht hervor, dass unter den obwaltenden Verhältnissen weder Contact allein, noch Verdunkelung allein, insbesondere auch nicht partielle, sowie auch beide zusammen noch nicht zur rhizoidartigen Ausbildung Veranlassung geben müssen, auch dann nicht, wenn vorher ausserdem durch Belichtung von unten ein erdwärts gerichtetes Wachstum stattgefunden hatte.

Die Wirkung des Berührungsreizes wurde dadurch studirt, dass Caulerpa-Exemplare zum Theil oder ganz in mehr oder weniger feinkörnige Massen eingebettet, zum Theil auch durch einfaches Auflegen mit jenen Körperchen in Berührung gebracht wurden. Dabei wurde zugleich auf die Löslichkeit, also auf eine eventuelle chemische

Auch an den am natürlichen Standorte gewachsenen Exemplaren waren übrigens solche Anlagen zu der Zeit meines Aufenthaltes in Neapel selten, es scheint also, dass sie erst im späteren Verlaufe der Entwicklung gebildet werden, wenn ein gewisser Ueberschuss an Assimilations-Produkten nicht mehr ausschliesslich nach Bildung assimilirender Sprossglieder drängt.

Da die Rhizoiden nur in seltenen Fällen unmittelbar an den Blättern gebildet werden, so ist einleuchtend, dass auch für die Beobachtung der Bildung dieser die Zeit nicht die geeignete war. Sehr häufig waren

Wirkung Rücksicht genommen. Es wurden dazu verwendet Smirgel, also ein unlöslicher Stoff, ferner Seesand eines Standortes der Caulerpa, von dem anzunehmen ist, dass er lösliche Stoffe barg, und schliesslich auch ein Glaspulver. Diese Massen befanden sich in einer etwa 4—5 cm hohen Schicht auf dem Grunde kleiner Cuvetten und diese wurden zur Ermöglichung des Wasserwechsels in einen grossen Behälter mit continuirlichem Wasserwechsel gestellt.

Nur in einem Falle, in der mit Glaspulver beschickten Cuvette, hatte sich eine specifische Wirkung geäussert, in allen anderen nicht. Diese Wirkung bestand darin, dass die cylindrischen Spitzen der sich an wenig über das Glaspulver hervorragenden Blatttheilen entwickelnden Prolificationen in scharfem Bogen sich abwärts krümmten. Einzelne von ihnen waren nach einer Beobachtung vom 13. Tage in das Glaspulver eingedrungen, andere dagegen von der ursprünglichen Richtung wieder abgewichen, in Sförmiger Krümmung aufwärts gewachsen und fingen an, blattartig zu werden.

Auch aus folgenden Experimenten geht hervor, dass Berührungsreize allein nicht zur Bildung von Rhizoiden Veranlassung geben. Als ich auf den Boden eines der von unten beleuchteten Gefässe eine rauhe Glasplatte, die von einer Anzahl Prolificationen an der Spitze berührt wurde, brachte, war beim Fortwachsen der Sprosse unter dem Einflusse der Berührung nichts Bemerkenswerthes zu beobachten; sie bogen durch die Stauchung einfach seitlich aus. Und als ich darauf die Schale vollständig verdunkelte, wuchsen sie, dem negativen Geotropismus folgend, aufwärts.

Die partielle Verdunkelung wurde so ausgeführt, dass in Glas-Cylinder paraffinirte Pappdiaphragmen mit Durchbohrungen eingeklemmt wurden; in diese Durchbohrungen wurden die Objecte mit Hilfe von Baumwollpfropfen so eingesetzt, dass ein Theil herausragte, ein anderer Theil sich unterhalb des Diaphragmas befand, bis etwas über dessen Höhe hinaus die Cylinder aussen durch Umwicklung mit Staniol verdunkelt waren. Ueber das Diaphragma kam dann noch eine Schicht Sand. In einige der Cylinder wurde ausserdem eine Schicht Seesand gebracht, welcher die Objecte zum Theil umhüllte. Vollständige Dunkelheit herrschte bei dieser Versuchsanstellung in dem abgegrenzten Raume freilich nicht, da durch die Glaswand in der Ausdehnung des Querschnitts derselben noch Licht eindringen konnte.

Das Ergebniss war denn auch kein anderes wie bei Lichtmangel, es wurden cylindrische und sehr schmale blasse blattartige Prolifi-

cationen gebildet, gleichviel, ob Berührung stattgefunden hatte oder nicht.

Wenn wir nach einer Erklärung der Ablenkungserscheinung in der Glascuvette suchen, so ist zu bedenken, dass hier keine Berührung stattfand, Berührung also nicht die primäre Ursache des Ablenkens der Sprosse nach unten sein konnte. Da das Glaspulver weiss war, so kann auch keine Lichtflucht im Spiele sein. Es bleibt uns also weiter nichts übrig, als die Vermuthung, dass bei der Erscheinung eine chemischen Wirkung im Spiele gewesen ist. Glas ist ja kein vollständig unlöslicher Körper und in dem pulverisirten Zustande bietet es dem Meerwasser, dessen Lösungsfähigkeit für Glas vielleicht noch durch seinen Salzgehalt erhöht wird, auch noch besonders viel Oberfläche dar. Vielleicht war das betreffende Glas sogar etwas mehr löslich, als dies gewöhnlich der Fall ist; verschiedene Umstände wiesen darauf hin. Dass es lösliche Bestandtheile abgab, erwies ein Versuch, so dass wir in der beobachteten Ablenkung jedenfalls eine chemotropische zu erkennen haben. Auch das Heraufbiegen der anfänglich abwärts wachsenden Sprosse liesse sich dann wohl dadurch erklären, dass nach Lösung der leichter löslichen Bestandtheile ein Stoffausgleich stattgefunden hatte, und nun kein Diffusionsstrom mehr vom Glaspulver ausging, der kräftig genug war, eine Ablenkung zu verursachen.

Zu einer gründlicheren Inangriffnahme der Einwirkung einseitig hinzudiffundirender Stoffe — insbesondere Nährsalze — konnte ich keine Zeit mehr finden, zumal für solche Versuche die Einrichtung des Apparates nicht so einfach ist. Sie wäre auch im Grunde genommen zwecklos gewesen, da sich herausgestellt hatte, dass die innere Disposition zur Bildung von Rhizoiden nicht vorhanden war. Zur Unmöglichkeit wurden dadurch auch die beabsichtigten Experimente über die Möglichkeit der Bildung von blatt- und stammartigen Proliferationen aus wurzelartigen, wie sie Noll¹⁾ an den verwandten Siphoneen *Bryopsis* und *Derbesia* beobachtet hat.

IV.

Allgemeine Erörterungen.

Zum Schlusse soll uns noch eine Erörterung der Beobachtungen von allgemeineren Gesichtspunkten beschäftigen.

Wir haben gesehen, dass die durch die Assimilation gebildeten Stoffe unter den herrschenden Verhältnissen alle zum Aufbau haupt-

1) Botan. Zeitung, 1887, S. 79 u. Arb. des bot. Inst. z. Würzburg. III. S. 469.

sächlich im Dienste der Assimilation thätiger neuer Sprossglieder verwendet, also zu Gliedern einer Art wurden.

Welche Umstände haben bewirkt, dass andere Glieder nicht gebildet wurden? Welche Bedingungen waren dafür nicht erfüllt? Waren es Bedingungen, die sich die Pflanze im Verlaufe der Entwicklung selbst schaffen muss, oder waren äussere nicht erfüllt, die aber der Pflanze geboten werden müssen, wenn sie Sprossglieder aller Art entwickeln soll?

Hätten allein äussere Bedingungen gefehlt, so dürften sich unter jenen Culturbedingungen überhaupt nie andere, als blattartige Prolifcationen entwickeln, läge die Schuld aber nicht an dem ausschliesslichen Mangel gewisser äusserer Einwirkungen, so wäre vielleicht nur der Zeitpunkt noch nicht dagewesen und es würden sich im Verlauf der Entwicklung vielleicht noch Glieder allerlei Formen, stamm- und wurzelartiger Sprosse eingestellt haben. Gerade bei einer ausgesprochen periodisch vegetirenden Pflanze wie *Caulerpa* ist dies wohl zu berücksichtigen. Eine vergleichende Beobachtung der in Cultur gehaltenen Objecte mit denen am natürlichen Standorte während des ganzen Verlaufs der Vegetationsperiode würde darüber Klarheit bringen, wenigstens dann, wenn ein positives Resultat erzielt würde, wenn sich wirklich Sprosse aller Art auch an den cultivirten *Caulerpen* bilden würden. Solche Beobachtungen liegen thatsächlich vor.¹⁾

Auch führen ganz allgemeine Betrachtungen zur Annahme einer durch den Stoffwechsel geschaffenen inneren Disposition, es ist deshalb viel wahrscheinlicher, dass nur eben darum ausschliesslich blattartige Sprosse sich entwickelten, weil diese innere Disposition noch nicht geschaffen war. Nach den von *Sachs* in den beiden Aufsätzen „Ueber Stoff und Form im Pflanzenreiche“ entwickelten Anschauungen würde das heissen, dass die specifischen rhizoidbildenden Stoffe noch nicht oder noch nicht in genügender Menge producirt oder noch nicht an den Ort ihrer definitiven Verwendung hingelangt waren. Ueber das Zustandekommen der Ansammlung am Orte der Verwendung, von welchen Kräften sie dahin gebracht werden, ob sie dahin gestossen oder gezogen werden, erfahren wir damit freilich noch nichts; es fehlen noch wesentliche Anhaltspunkte für die Erklärung der morphologischen Polarität, der offenbar die der physiologischen Polarität vorausgehen muss, weil die erstgenannte nur der äussere Ausdruck der letzteren ist.

Es ist ja unbestreitbar, dass die verschiedenen Glieder einer Pflanze specifische Stoffe enthalten; Frage ist nur, wie viel von diesen Stoffdiffe-

1) *Janse*, l. c. S. 172.

renzen sich an Ort und Stelle ausgebildet hat, wie viel davon bereits durch eine eventuelle Zuleitung specifischer Stoffe bedingt ist. Nach den Sachs'schen Anschauungen würde das letztere das Hauptmoment und das Primäre sein, die Stoffdifferenzen müssten unmittelbar zurückgreifen bis zu den Assimilationsherden.

Es ist klar, dass nun auch die andere Eventualität erwogen zu werden verdient, welche darauf hinausläuft, dass die Differenzen sich wenigstens überwiegend erst an Ort und Stelle ausbilden, aus den gleichen den verschiedenen Theilen zugeführten Assimilationsprodukten. Erwägungen dieser Art will ich im Folgenden entwickeln.

Wenn durch die Assimilationsthätigkeit der für dieselbe vorhandenen Glieder neue Stoffe producirt werden, so werden diese sich von den Orten ihrer Bildung, soweit es lösliche Produkte sind, auszubreiten streben, umsomehr, als durch die Lebensthätigkeit und den nothwendig mit derselben verknüpften Stoffverbrauch stete osmotische Spannungen aufrecht erhalten werden, die von den Assimilationsherden ausstrahlende Diffusionsströme zur Folge haben müssen. Mischungsgleichgewicht würde ja überhaupt der Tod sein.

Andrerseits aber wird auch ein entgegengesetzt gerichteter Diffusionsstrom vorhanden sein müssen für die Nährsalze, die vorzugsweise an den Assimilationsherden gebunden werden. Durch und in dem Maasse der chemischen Bindung wird naturgemäss der Zustrom von Nährsalzen aufrecht erhalten. Wir haben infolgedessen zwei gegeneinander diffundirende Stoffe bezüglich Stoffgemische, deren osmotische Spannung in wechselseitiger Abhängigkeit steht.

Es ist nun denkbar, dass im Verlaufe der Vegetation sich in der einen oder andern Richtung Missverhältnisse zwischen Zufuhr und Verbrauch herausbilden. Bei der periodischen und von so mancherlei wechselnden Nebenumständen abhängigen Einwirkung des Hauptagens, des Lichts, ist dies sogar mehr als wahrscheinlich.

Ein Verhältniss, das nach allem was wir wissen, oft eintritt, ist ein Mangel an Nährsalzen. Dieser wird bei sonst günstigen Umständen für die Assimilation sich besonders fühlbar machen und sich von den als Attractionscentren wirkenden Assimilationsherden bis in die entlegensten Enden der Pflanze fortsetzen. Diese Spannung könnte nun sehr wohl bewirken, dass der Bildungstrieb an den Stellen sich äussert, die in Berührung mit dem Medium sind, aus denen die Salze herbeigezogen werden, so dass das vorhandene Bildungsmaterial, welches in der Pflanze disponibel ist, dort zu einem Neuzuwachs verwendet wird, wo durch denselben die Gelegenheit zu einem theilweisen Ausgleich

der in der Pflanze herrschenden chemisch-physikalischen Spannungen gegeben ist. Das Fortwachsen der Wurzeln in der angenommenen Richtung würde dann also als eine chemotropische Erscheinung zu betrachten sein. Es wird so lange andauern, als Bildungsmaterial vorhanden ist und könnte selbst nach Stillstand der Production neuer Stoffe in Folge der Festlegung an der Spitze und des dadurch veranlassten Zuströmens von Bildungsmaterial aus den übrigen Theilen der Pflanze noch eine Zeit lang fortgesetzt werden. Insofern durch diese Neubildung specifisch hierfür angepasster Sprossglieder neue Nährsalzmengen der Pflanze erschlossen werden, wird auch die Assimilation ihren Fortgang nehmen können.

Natürlich ist auch nicht ausgeschlossen, dass unter Umständen die Wurzelbildung der Bildung vegetativer Sprosse vorausgeht. Sie ist dann wahrscheinlich, wenn aus irgend einem Grunde eine Anhäufung von Assimilationsprodukten stattgefunden hat, die erst nach Erschliessung neuer Nährsalze weiter verarbeitbar sind. Sie ist auch thatsächlich beobachtet von Janse und Wakker.

Was zuerst entsteht, ist davon abhängig, welche Sprossglieder mit ihrer Thätigkeit nicht mit denen, die zusammen mit ihnen ein geschlossenes Ganzes bilden, in entsprechendem Maasse fortgeschritten waren.

Alles das kann sich natürlich bald mehr periodisch, bald mehr continuirlich vollziehen, je nach den Eigenthümlichkeiten der Pflanze und den gerade verwirklichten äusseren Bedingungen. Es würde eins aus dem andern folgen, die Erscheinungen einander wechselseitig bedingen, die Annahmen würden also auch mit dem allgemeinen biologischen Erfahrungssatz der Bildungsfähigkeit nach dem Bedürfniss, dem Princip der Selbstregulation¹⁾ in vollem Einklange stehen. Ebenso ist das Eintreten von Correlationserscheinungen, wie sie so mannigfach zu beobachten sind, leicht verständlich.

Es ist klar, dass man dabei zu einer Annahme für jedes Organ vorgebildeter specifischer Stoffe nicht gezwungen ist, da es denkbar ist, dass je nach Art und Angriffspunkt des auslösenden Agens das in Lebensthätigkeit begriffene Plasma zu einer besonderen Aeusserung, zur Bildung nach Form und Function verschiedener Glieder befähigt und thatsächlich getrieben wird.

Wenn wir prüfen wollen, ob eine Anschauung fruchtbar ist, so dürfen natürlich durch die Erfahrung festgestellte Thatsachen ihr nicht

1) Vgl Pflüger, Archiv f. Physiologie 1877, Bd. XV, S. 76.

widersprechen. Es soll deshalb unsere nächste Aufgabe sein, die Probe darauf an der Hand unseres Objectes, der *Caulerpa*, zu machen.

Rhizoidbildung würde bei der oben entwickelten Auffassung immer ein Zeichen für einen relativen Mangel, vom Standpunkte der lebendigen Pflanze aus für ein Bedürfniss an Nährsalzen sein. Ich wüsste nicht, was dem widerspräche, im Gegentheil, die Erscheinungen sind damit in vollem Einklange. Für die Assimilationsthätigkeit am Anfange der Vegetationsperiode wie überhaupt für ein geringes Maass derselben wird das die ganze Pflanze umspülende Wasser genug Nährsalze enthalten, um den Bedarf der Pflanze zu decken, es folgen alle Neuanlagen dem Streben nach Stoffvermehrung, zu welcher vom Licht der Reiz ausgeht, sie werden alle zu blattartigen Prolificationen. Es ist denkbar, dass dieses Verhältniss sich überhaupt nicht ändert, dass die Pflanze unter den obwaltenden Bedingungen nie so günstig gestellt ist, so viel assimilatorisch thätige Glieder ausbilden zu können, dass jenes Missverhältniss eintritt, dass immer genug Salze da sind für die Assimilationsthätigkeit der vorhandenen Sprossglieder, wie auch der sich langsam entwickelnden Neubildungen, für welche alles producirte Material aufgebraucht wird, so dass es zu keinem Stoffüberschuss kommt.

Es wäre begreiflich, warum bei dieser Sachlage erst im späteren Verlaufe der Entwicklung Bedürfniss wie Fähigkeit zur Neubildung rhizoidartiger, activ für die Gewinnung von Nährsalzen thätiger Sprossglieder sich einstellt.

Der Stamm (Rhizom) würde dann das Sprossglied sein, welches ein Wachsthum erfährt durch den Ueberschuss an Bildungstoffen, der unter den obwaltenden Verhältnissen weder zur Vermehrung von Assimilations- noch Wurzelsprossen Veranlassung gibt, bis die wohl nie ganz erlöschenden polaren chemisch-physikalischen Spannungen wieder so mächtig sind, dass sie zur Bildung neuer Blatt- und Wurzelglieder den Anstoss geben.

Der Anstoss zur Bildung von Rhizoiden liegt also gar nicht in der Einwirkung von aussen kommender Stoffe — wir sehen ja auch anderwärts, wie z. B. bei abgeschnittenen Sprosstücken, sich in die Luft hinein Wurzeln bilden — sondern er liegt in jenem Missverhältniss des Vorhandenseins von Bildungstoffen, die ohne Nährsalze nicht für neue, das Bedürfniss noch steigernde Assimilationsglieder verwendet werden. Die Stoffe, die mit der Pflanze in Berührung kommen, wirken nur aufrechterhaltend auf die Spannungen, welche zu der bei der Volumzunahme ausgeführten Bewegung der Theilchen führen,

ebenso wie die Schwerkraft, wie das die heliotropischen Erscheinungen veranlassende Licht höherer Brechbarkeit. Sie induciren aber weder die Art, noch den Ort der sich bildenden Sprossglieder.

Pfeffer¹⁾ macht bereits darauf aufmerksam, dass „die inneren Ursachen, welche die Ausbildung der Pole an Theilstücken veranlassen, unterschieden werden müssen von der Induction der Verticibasalität in die Pflanze“. Er fährt fort: „Lassen sich jene auch nicht näher präcisiren, so dürften sie doch wohl im Zusammenhang mit dem Stoffaustausch stehen.“ Das ist im Grunde das, was oben näher auszuführen versucht wurde.

Können wir also auch verstehen, wie die Fortentwicklung auf Grund der einmal inducirten Polarität erhalten werden kann, so erlaubt uns das doch noch keinen Schluss darauf, in welcher Weise sie sich herausgebildet hat.

Für das Zustandekommen derselben möchte Folgendes zu bedenken sein. Dass die Bedingungen der Polarität schon dadurch gegeben sind, dass die Organismen an der Grenze zweier terrestrischer Hauptgebiete — Lithosphäre und Atmosphäre resp. Hydrosphäre — leben, welche die Quellen der Voraussetzungen für ihr Bestehen bilden, ist im Grunde genommen nicht mehr wie natürlich, es wäre im Gegentheil wunderbar, wenn es nicht so wäre. Denn alle Einflüsse, welche die Organismen im Betrieb erhalten, wirken einseitig, aber von im Allgemeinen zwei verschiedenen entgegengesetzten Richtungen aus; so z. B. die anorganischen Stoffe, die Schwerkraft von der Seite der Lithosphäre, das Licht — dass es kosmischen Ursprungs ist, kommt hierbei weiter nicht in Betracht — sowie auch der Sauerstoff der Luft von der Seite der Atmosphäre.

Nichts kann unter diesen Umständen begreiflicher sein, als die Ausbildung zweier nach den beiden Quellengebieten ihrer Existenzbedingungen gerichteten Hauptpole.

So erscheint die Polarität als Ergebniss des Zusammenwirkens einer Anzahl von in Wechselbeziehung stehenden Factoren und es ist nicht möglich, dieselbe als von einer Ursache allein, sei es der Schwerkraft¹⁾ oder irgend welcher anderen, inducirt zu begreifen.

Aufgabe der Zukunft wird es sein, die Rolle jedes einzelnen Factors zu ergründen. Vor der Hand erscheint uns die Polarität im

1) Physiologie II, S. 171.

2) Pfeffer (Physiologie II, 172) hat sich bei der Erwähnung der Sachs'schen Anschauungen gegen die Annahme, dass die Schwerkraft des Hauptagens hierbei sei, ausgesprochen.

Wesentlichen als eine vom Organismus selbst ausgehende, ihm inhärente Erscheinung, eine Erscheinung aus inneren Ursachen. Zu charakterisiren ist sie als der Ausdruck eines chemisch-physikalischen Spannungssystems.

Litteratur.

- Berthold, Beiträge zur Morphologie u. Physiologie der Meeresalgen. Pringsheim's Jahrb. Bd. 16. 1886.
- Berthold, Ueber die Vertheilung der Algen im Golf von Neapel. Mittheilungen aus d. zool. Station zu Neapel, III. 1882.
- Falkenberg, Die Meeresalgen des Golfes von Neapel. Ebenda I. 1879.
- Janse, Die Bewegung des Protoplasmas von *Caulerpa prolifera*. Pringsheim's Jahrbücher. Bd. 21. 1890.
- Nägeli, *Caulerpa prolifera*. Zeitschr. f. wissensch. Botanik v. Schleiden u. Nägeli. I. 1. Heft.
- Noll, Ueber den Einfluss der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Arb. des botan. Inst. zu Würzburg. Bd. III S. 466 ff.
- Noll, Referat über Wakker, die Neubildungen von abgeschnittenen Blättern v. *Caulerpa prolifera*. Botan. Zeitung. 1886. S. 854.
- Noll, Ueber Membranwachsthum und einige physiologische Erscheinungen bei Siphoneen. Botan. Zeitung 1887. S. 473 f.
- Noll, Ueber die Function der Zellstoffasern bei *Caulerpa prolifera*. Arbeiten a. d. botan. Institut zu Würzburg, III, 1880, S. 459 f.
- Pfeffer, Symmetrie und specifische Wachstumsursachen. Arbeiten a. d. bot. Inst. zu Würzburg. I. Bd.
- Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. § 39. Induction specifischer Gestaltung. S. 163 f.
- Sachs, Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arb. a. d. botan. Inst. zu Würzburg. II. Heft 3 und 4.
- Sachs, Beiträge zur Zellentheorie. Flora 1892, S. 57 f.
- Schmitz, Beobachtungen über die Siphonocladaceen 1879. Separatabzug aus d. Festschrift der naturforschenden Gesellschaft zu Halle.
- Vöchting, Ueber Organbildung im Pflanzenreich. 1878.
- Vöchting, Ueber die Regeneration der Marchantieen. Pringsheim's Jahrb. 1885 Bd. 16.
- Vöchting, Ueber Spitze und Basis an den Pflanzenorganen. Botan. Zeitung 1880.
- Vöchting, Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. 1892. S. 149 ff.
-

Berichtigung.

Beim Lesen der Abhandlung von Klemm über *Caulerpa prolifera* erregte der Satz, in welchem der benutzte Klinostat beschrieben wird, bei mir eine gewisse Verwunderung. Klemm theilt mit, dass er den seinerzeit von mir mit Hilfe des Stationsmechanikers zum ersten Mal construirten Wasser-Klinostaten betriebsfähig gefunden habe. So sehr es mich freut, dass meine Bemühungen, Collegen brauchbare Einrichtungen und Apparate vorzubereiten, soweit ich hoffte, gelungen sind, so sehr wunderte es mich, dass Herr Dr. Klemm angibt, dass nur Prof. Mayer und Prof. Schönlein daran den Hauptantheil hätten. Die Unrichtigkeit dieser Angabe geht schon theilweise daraus hervor, dass Prof. Schönlein zur Zeit, als ich die Einrichtungen an der Station machte, dort noch gar nicht thätig war. Prof. Mayer stand den Bedürfnissen der Pflanzenphysiologen ganz fremd gegenüber, was erklärlich ist, da seine Arbeiten allein auf zoologisch-mikroskopischem Gebiet liegen. Prof. Dohrn würde sonst auch keinen Botaniker mit den Einrichtungen betraut haben. Prof. Mayer hat sich an dieser Thätigkeit so gut wie nicht betheiligt, sondern nur von meinen Anordnungen Kenntniss genommen, da die Sache in seinem Ressort lag. Die Construction eines Klinostaten war Prof. Mayer damals ganz neu. Nachdem die ersten Schwierigkeiten überwunden, ist es natürlich leicht, an einem neuen Apparate kleine Verbesserungen anzubringen. Ich erkenne diese aus Klemm's Angaben, sie sind aber ganz unwesentlich und wenn ich sie nicht selber von vornherein anbrachte, so kommt es daher, dass in Neapel Material und Techniker nicht allezeit zur Hand sind, wie bei uns.

Ich habe kein Interesse daran, meinen Namen gedruckt zu sehen. Aus diesem Grunde habe ich in meinem Bericht in der Botan. Zeitung 1892 von meinem Namen den bescheidensten Gebrauch gemacht. Trotzdem steckt in diesen Einrichtungen ein gewisses geistiges Eigenthumsrecht, das ich, wie publicirt, herzlich gern mit Herrn Prof. Pfeffer theile, aber doch nur mit ihm. Von Dank habe ich, obgleich es ja angenehm ist, jetzt in Neapel alles zur Arbeit parat zu finden, trotzdem es geträumt. Dagegen wünsche ich doch auch nicht durch die mangelnde Objectivität Dr. Klemm's in den Verdacht zu kommen, als ob ich mir die Ideen der Herren Prof. Mayer und Schönlein angeeignet hätte.

Giessen, 1. Februar 1894.

Dr. A. Hansen.

Litteratur.

Beck (Ritter Günther von). Flora von Niederösterreich 1890—1893.

Wien, Verlag von C. Gerold's Sohn.

Beckhaus, Flora von Westfalen (nach des Verfassers Tode herausgegeben von L. A. W. Hesse). Münster 1893. Aschendorff's Verlag.

Buchenau, Flora von Bremen und Oldenburg. Vierte Auflage. 1894.

Bremen, Verlag von M. Heinsius.

Das Erscheinen dieser Floren — von denen die erstgenannte bei Weitem die umfangreichste ist — zeigt, dass auf dem Gebiete der Floristik eine erfreuliche Thätigkeit herrscht, und namentlich ist für das niederösterreichische Florenggebiet das Erscheinen des Beck'schen Werkes zu begrüßen, da dieser Theil Oesterreichs seit

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: [77](#)

Autor(en)/Author(s): Klemm Paul

Artikel/Article: [Ueber Gaulerpa prolifera. Ein Beitrag zur Erforschung der Form- und Richtkräfte in Pflanzen. 460-486](#)