

# Über den Geotropismus von *Caulerpa prolifera*

von

**G. Haberlandt,**

k. M. k. Akad.

(Mit 1 Tafel.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 5. April 1906.)

## I.

Über den Geotropismus der Algen ist bisher nur wenig bekannt geworden und verschiedene Forscher, wie Berthold, Noll, Oltmanns<sup>1</sup> u. a. haben die Ansicht ausgesprochen, daß der Geotropismus bei den Orientierungsbewegungen der Algen überhaupt nur eine untergeordnete Rolle spiele. Um so interessanter mußte es sein, an einem hiezu besonders geeigneten Objekte den Geotropismus etwas eingehender zu studieren. Meine Wahl fiel auf *Caulerpa prolifera* Lamour, und zwar nicht nur deshalb, weil bereits Klemm für die Sprosse dieser Siphonee einen wenn auch nur schwachen negativen Geotropismus angegeben hat, sondern auch deshalb, weil bei dieser merkwürdigen Pflanze der Vergleich der festzustellenden Erscheinungen mit den geotropischen Vorgängen bei hochentwickelten Pflanzen besonders lehrreich zu werden versprach.

Die nachstehend beschriebenen Beobachtungen und Experimente wurden in der letzten Märzwoche und im April 1904 an der zoologischen Station zu Neapel angestellt. Dem k. k. Ministerium für Kultus und Unterricht bin ich für die

---

<sup>1</sup> Fr. Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen. 1905, II. Bd., p. 227.

Bewilligung eines Arbeitsplatzes und der kaiserl. Akademie der Wissenschaften zu Wien für die Gewährung einer Reisesubvention zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

## II.

Über den Geotropismus von *Caulerpa prolifera* liegen bisher nur Angaben von Klemm<sup>1</sup> vor. Er setzte Stücke der Pflanze, die alle Arten von Prolifikationen besaßen, in den verschiedensten Stellungen in ein größeres Gefäß ein, das vollständig verdunkelt wurde. Dann und wann wurde das Wasser gewechselt. »Nach 17 Tagen hatten die vorhandenen Prolifikationen sämtlich lotrechte, zylindrische Neuzuwächse erfahren und hatten außerdem zahlreiche neue, aufwärts gerichtete Prolifikationen gebildet von 1·5 bis 2·5 cm Länge. Nun wurde die Lage der Versuchsobjekte wiederum so geändert, daß die neu hinzugewachsenen Stücke in horizontale oder lotrecht invers gerichtete Stellung kamen. Nach 2 Tagen bereits waren an allen Spitzen vertikale Neuzuwächse 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.«

Aus diesen Beobachtungen folgert Klemm, daß die Prolifikationen von *Caulerpa* schwach geotropisch sind, da unter natürlichen Beleuchtungsverhältnissen »die geotropische Richtung« vollständig zurücktritt.

Um gleich nach meiner Ankunft in Neapel mit den im Dunkeln entstandenen zylindrischen Prolifikationen experimentieren zu können, hat auf meine Bitte hin Herr Dr. Lo Bianco schon Anfang März eine Anzahl von *Caulerpa*-Stöcken in große Glaszylinder verpflanzt, die am Boden mit einer mehrere Zentimeter hohen Sandschicht bedeckt waren. Die Gefäße wurden im Hintergrunde des Zimmers, in dem ich arbeitete, über den Aquarien aufgestellt und mit darüber gestülpten Blechzylindern verdunkelt. Im Deckel jedes Zylinders

<sup>1</sup> P. Klemm, Über *Caulerpa prolifera*. Ein Beitrag zur Erforschung der Form- und Richtkräfte in Pflanzen. Flora, 77. Bd., 1893, p. 473, 474.

befand sich ein kleines Loch, durch welches ein am Ende eines Kautschukschlauches befestigtes Glasröhrchen gesteckt wurde; durch dieses wurde in dünnem Strahle kontinuierlich frisches Meerwasser in die Glasgefäße geleitet.

Nach meiner Ankunft — Ende März — waren die blattartigen Assimilationsprosse — ich will sie in üblicher Weise als »Blätter« bezeichnen — bereits mit zahlreichen stiftchenartigen Prolifikationen versehen (Fig. 1), die eine Länge von 5 bis 20 *mm* und eine Dicke von 0·4 bis 0·8 *mm* besaßen und an ihrem Ende konisch zugespitzt waren. Ihr abgerundeter Scheitel war 0·15 bis 0·25 *mm* dick. Häufig zeigten sie eine dichotome Verzweigung; die beiden Gabeläste waren meist von gleicher Länge. Seltener war die schon von Klemm beobachtete kandelaberartige Verzweigung eingetreten. Alle Ästchen standen genau vertikal aufwärts.

Die Färbung dieser etiolierten Prolifikationen hing von der Färbung der Blätter ab, die sie erzeugt hatten. Waren letztere chlorophyllreich, dunkelgrün, so waren auch die Ästchen bis auf den 1 bis 3 *mm* langen, weißen Spitzenteil grün gefärbt. War dagegen das Blatt nur blaßgrün, so waren die Ästchen nur in ihrer unteren, kleineren Hälfte grünlich gefärbt, in ihrem oberen Teile dagegen von weißer oder gelblichweißer Farbe. Die später entstandenen Ästchen waren häufig ihrer ganzen Länge nach rein weiß.

Die im Dunkeln neuangelegten Ästchen treten fast ausschließlich auf den Oberseiten der in den Kulturgefäßen meist schräg aufwärts gerichteten Blätter auf. Daß der Ort der Neubildung junger Blatt- und Stengelsprosse bei *Caulerpa* von äußeren Kräften bestimmt wird, ist in überzeugender Weise bereits von Noll<sup>1</sup> nachgewiesen worden. Abgeschnittene Blätter, die im Aquarium mittels eines Spiegels von unten beleuchtet wurden, bildeten ausnahmslos nur auf den belichteten Unterseiten Neuanlagen aus, woraus hervorgeht, daß der Ort der Neubildung in erster Linie vom Lichte bestimmt wird. Die

---

<sup>1</sup> Fr. Noll, Über den Einfluß der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphonocen. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, III. Bd., 1888, p. 470 ff.

im Dunkeln horizontal auf dem Sande liegenden zwölf Blätter brachten es im ganzen nur auf drei Neuanlagen, die alle auf der Oberseite erschienen. Ein sicherer Schluß auf den Einfluß der Schwerkraft ist aber in diesem Falle, wie Noll bemerkt, wegen der zu geringen Anzahl der Neubildungen nicht möglich; es konnte hier auch der Zufall im Spiele gewesen sein.

Meine Beobachtungen machen es aber zumindestens sehr wahrscheinlich, daß bei Lichtabschluß der Ort der Neubildungen von der Schwerkraft bestimmt wird: die physikalische Oberseite des Blattes ist es, auf der die Neuanlagen entstehen. Da aber durch das kleine Loch im Deckel des Blechzylinders, durch welches der Kautschukschlauch mit dem Glasröhrchen eingeführt wurde, immerhin eine von der Zimmerdecke reflektierte minimale Lichtmenge von oben her in das Kulturgefäß eindringen konnte, so ist die obige Schlußfolgerung mit einer gewissen Reserve auszusprechen. Daß bei Noll's Versuchen im Dunkeln nur ganz wenige Neuanlagen gebildet wurden, bei meinen Versuchen dagegen zahlreiche, kann aus dem Grunde nicht überraschen, weil Noll mit isolierten Blättern, ich dagegen mit ganzen, gut eingewurzelten Pflanzen experimentierte.

Daß der Ort der Neubildung von Prolifikationen nicht nur durch das Licht, sondern eventuell auch durch die Schwerkraft bedingt wird, ist auch aus ökologischen Gründen sehr wahrscheinlich. Die stiftchenförmigen Neuanlagen an den Blättern dürften unter natürlichen Verhältnissen nur dann gebildet werden, wenn eine Verdunklung der Blätter, mögen diese intakt geblieben oder abgerissen worden sein, durch Überdeckung mit einer Sand- oder Schlammschicht erfolgt ist. Da nun die Ausbildung negativ geotropischer, spitzer Ästchen zweifellos die Bedeutung hat, die lebende Substanz des verschütteten Blattes wenigstens teilweise wieder an das Tageslicht zu bringen und so ihre Fortexistenz zu sichern, so wäre es höchst zweckwidrig, wenn diese Ästchen auf den Unterseiten der Blätter entstehen würden. Auch die konisch zugespitzte, zylindrische Form der Ästchen, wodurch diese in hohem Maße befähigt sind, eine darübergelagerte Sand- oder Schlammschicht

zu durchbohren, ist sicher als eine nützliche Anpassung zu deuten.

Es wäre nicht ohne Interesse, festzustellen, ob nicht auch bei anderen Meeres- und Süßwasseralgeln durch Verdunklung mittels Sand- oder Schlammsschichten latente geotropische Eigenschaften geweckt werden, welche die verschütteten Pflanzen in stand setzen, entweder direkt durch geotropische Krümmung oder durch Vermittlung negativ geotropischer Neubildungen sich aus der sie überlagernden Sand- oder Schlammsschicht gewissermaßen wieder herauszuarbeiten.

### III.

Um die geotropischen Krümmungen der im Dunkeln entstandenen Ästchen von *Caulerpa prolifera* richtig beurteilen zu können, war vorerst die Wachstumsweise der Ästchen, insbesondere die Verteilung ihres Längenwachstums zu untersuchen.

Schon vor mehr als 60 Jahren hat Nägeli<sup>1</sup> aus der dichteren und minder dichten Anordnung der an die Zellmembran ansetzenden Zellulosefasern auf die Wachstumsweise der Stengel- und Blattspitzen geschlossen. In den Stengelspitzen »stehen die Fasern an den vorderen Enden ganz eng ineinander; nach hinten rücken sie bis auf einen gewissen Punkt allmählich auseinander«. An den eingebuchteten Blattspitzen sind die obersten, jüngsten Fasern, die in der Flächenansicht des Blattes als feine Punkte erscheinen, durchschnittlich 0·0015 bis 0·002<sup>'''</sup> voneinander entfernt. »Je weiter dieselben sich vom Punctum vegetationis entfernen, desto größer werden sie und desto mehr rücken sie voneinander. An ausgebildeten Blättern sind diese Punkte oder die Fasern durchschnittlich um 0·150<sup>'''</sup> voneinander entfernt.« Nägeli folgert daraus, daß dem eigentlichen Spitzenwachstum durch neue Membranbildung bis zu einer gewissen Entfernung von der Spitze noch ein »Wachstum durch Ausdehnung« folgt, eine interkalare Streckung, wie man heutzutage zu sagen pflegt.

<sup>1</sup> C. Nägeli, *Caulerpa prolifera* Ag. Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik; herausgegeben von Schleiden und Nägeli, I. Bd., Zürich 1844, p. 139 ff.

Später hat auch Janse<sup>1</sup> auf Grund von Zählungen festgestellt, daß im Blatte die Zahl der Zellstoffasern »an der Basis am kleinsten ist und von dort an nach der Spitze hin zuerst langsam, dann aber schnell zunimmt«. Wenn er aber daraus die Folgerung ableitet, daß die neuen Balken ausschließlich oder doch fast ausschließlich an der äußersten Blattspitze gebildet werden, so kann man dem im Hinblick auf die Zahlenangaben in seiner zweiten Tabelle<sup>2</sup> nicht zustimmen. In dieser Tabelle werden die Faserzahlen für  $18.3 \mu$  lange und  $220 \mu$  breite, unmittelbar aufeinander folgende Blattzonen, berechnet auf  $1 \text{ mm}^2$ , mitgeteilt. In der Richtung von der Spitze zur Basis wurden folgende Zahlen ermittelt:

12000, 7040, 6270, 5830, 5940, 6100, 5610, 6600, 6490.

In der neunten Zone,  $165 \mu$  vom Scheitel entfernt, waren also noch mehr Zellulosebalken (6490) vorhanden als in der dritten Zone (6270), deren Entfernung vom Scheitel nur  $55 \mu$  betrug. Da nun in der zwischen diesen beiden Zonen befindlichen, dem Scheitel noch immer sehr nahen Strecke selbstverständlich noch ein sehr ausgiebiges Flächenwachstum der Membran stattgefunden hat, so folgt daraus, daß in dieser Strecke während ihres Wachstums zahlreiche Zellulosebalken zwischen den schon vorhandenen neu gebildet, d. h. interkalar eingeschaltet wurden. Nur so ist es zu erklären, daß die Zahl der Balken von der dritten bis zur neunten Zone nicht nur nicht abgenommen, sondern sogar etwas zugenommen hat.

In den im Dunkeln entstandenen Ästchen treten die ersten sehr zarten Zellulosefasern schon knapp unter dem Scheitel, zirka  $0.1 \text{ mm}$  von diesem entfernt, auf. Um Zählungen vornehmen zu können, wurden die vorher mit Alkohol fixierten Ästchen einige Stunden lang mit Javelle'scher Lauge behandelt, bis sie ganz durchsichtig geworden waren. Da bei der sehr ungleichen Entfernung der Insertionsstellen der Fasern brauch-

---

<sup>1</sup> J. M. Janse, Die Bewegungen des Protoplasma von *Caulerpa prolifera*. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, 21. Bd., 1889, p. 180 ff.

<sup>2</sup> L. c., p. 182.

bare Durchschnittswerte kaum zu erzielen sind, so nahm ich, gleich Janse, in verschiedenen Entfernungen vom Scheitel Zählungen der »punktförmigen« Ansatzstellen der Fasern für bestimmte Flächenstücke der Membran vor. Nachstehend teile ich die Resultate solcher Zählungen, die am Endstück eines 2 cm langen Ästchens vorgenommen wurden, in tabellarischer Form mit:

Nummer der Zone	Entfernung vom Scheitel	Größe des Flächenstückes	Zahl der Fasern	Zahl der Fasern pro 0·1 mm <sup>2</sup>
I.....	0·1 mm	0·016 mm <sup>2</sup>	27	168
II.....	0·5	0·034	38	112
III.....	1·0	0·032	34	106
IV.....	1·5	0·054	30	55
V.....	2·0	0·044	21	50

Die Anzahl der radialen Fasern pro Flächeneinheit ist also knapp unter dem Scheitel, wie schon Nägeli und Janse gefunden haben, am größten. In der Zone II und III ist die Zahl der Fasern pro Flächeneinheit ungefähr gleich groß (112 und 106; die Differenz von 6 fällt in den Bereich der Beobachtungsfehler). Es ist nun nicht anzunehmen, daß in der Strecke zwischen Zone II und III kein Längenwachstum mehr stattgefunden hat, weil ein solches zwischen Zone III und IV noch in ausgiebigem Maß erfolgt ist, wie dies aus der beträchtlichen Abnahme der Anzahl der Fasern (106 und 55) deutlich hervorgeht. Daraus folgt also, daß zwischen Zone II und III, d. i. in einer Entfernung von 0·5 bis 1 mm vom Scheitel, während des Längenwachstums eine interkalare Neubildung von radialen Zellstoffasern stattgefunden hat, so daß trotz des Flächenwachstums der Membran die Anzahl der Fasern pro Flächeneinheit keine nennenswerte Abnahme erfahren konnte. Eine solche interkalare Einschaltung neuer Fasern hat sicher auch schon zwischen Zone I und II stattgefunden, so daß auch hier

die wenn auch beträchtliche Abnahme der Faserzahl kein richtiges Bild vom Ausmaß des Längenwachstums zu geben vermag. Erst von der Zone IV, d. i.  $1.5\text{ mm}$  vom Scheitel an, blieb die Anzahl der Fasern pro Flächeneinheit annähernd gleich groß, das Längenwachstum war (gleich dem Dickenwachstum) nahezu oder ganz erloschen.

Der interkalaren Einschaltung radialer Zellulosefasern im Endstücke des Ästchens entspricht es, daß die Fasern hier von sehr ungleicher Dicke sind, was schon von vornherein auf ihr ungleiches Alter hindeutet. Beweisend ist aber diese Tatsache für sich allein natürlich nicht.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, daß aus der Verteilung der radialen Zellulosefasern kein sicherer Schluß auf die Verteilung des Längenwachstums der Ästchen zu ziehen ist. Es war daher die Methode der künstlichen Markierung nicht zu umgehen, um verlässliche Resultate zu erlangen.

Zu diesem Zwecke wurden einzelne Pflanzen, deren Blätter reichliche Ästchen aufwiesen, aus den Kulturgefäßen in mit Meerwasser gefüllte,  $12\text{ cm}$  hohe,  $12\text{ cm}$  breite und  $3\text{ cm}$  tiefe Glasküvetten gebracht und dabei so orientiert, daß die früher vertikal aufrechten Ästchen nunmehr horizontal standen. Eine besondere Fixierung der Pflanzen, respektive Blätter war meist nicht notwendig, da dieselben an den Wänden der engen Küvetten durch Reibung genügend festgehalten wurden. Nötigenfalls wurden zur Fixierung Glasstäbe zu Hilfe genommen. Die Markierung der Ästchen geschah in der Weise, daß auf die Wasseroberfläche Gips- oder Glaspulver gestreut wurde. Von den untersinkenden Körnchen und Splintern blieben einige an den Ästchen in verschiedenen Entfernungen von der Spitze haften und konnten nun als Marken benützt werden. Die Länge der einzelnen Zonen wurde mit Hilfe des Okularmikrometers eines Horizontalmikroskops bestimmt. Die Entfernung zweier Teilstriche des Mikrometers entsprach  $20\ \mu$ . Bei der ersten Messung wurden die einzelnen Marken in ihrer Lage und Umrißform möglichst genau aufgezeichnet, um jene Fehlerquelle zu vermeiden, die aus einer nachträglichen Verschiebung der Marken durch kleine Tiere etc. erwachsen konnte. Nach der ersten Messung wurde die Glasküvette mittels eines innen geschwärzten

Sturzes aus Pappendeckel verdunkelt; die nächste Messung wurde nach 24 Stunden vorgenommen.

Nur wenige von den zahlreichen Ästchen, die ich auf diese Weise markiert hatte, lieferten brauchbare Versuchsergebnisse; gewöhnlich waren am nächsten Tage die Marken abgefallen, seltener verschoben. Immerhin konnte in einigen Fällen ein einwurfsfreies Ergebnis erzielt werden. Es waren das hauptsächlich solche Ästchen, die nach 24 Stunden noch keine oder keine nennenswerte geotropische Aufwärtskrümmung erfahren hatten.

In nachstehender Tabelle teile ich die an drei kräftig wachsenden Ästchen durchgeführten Messungen mit. Die einzelnen Längszonen sind vom Scheitel an basalwärts mit I, II, III... beziffert. Die Temperatur betrug 17 bis 19° C.

Nummer der Zone	Länge der Zonen in Skalenteilen des Okularmikrometers		Längenzuwachs in Prozenten
	zu Beginn des Versuches	nach 24 Stunden	
A.			
I	11	22	100
II	11	17	54
III	17	22	29
IV	15	15	0
V	20	20	0
B.			
I	13	40	207
II	10	18	80
III	20	30	50
IV	10	12	20
V	15	15	0
C.			
I	13	35	169
II	27	33	22
III	20	24	20
IV	16	16	0

Aus diesen Zahlenangaben ergibt sich folgendes:

1. Die Gesamtlänge des im Längenwachstum begriffenen Endstückes des Ästchens *A* betrug höchstens  $0.78\text{ mm}$ , des Ästchens *B*  $1.06\text{ mm}$ , des Ästchens *C*  $1.2\text{ mm}$ . Wie vorauszusehen war, ist die Gesamtlänge der Wachstumszone bei den einzelnen Ästchen eine ziemlich verschiedene; sie kann nach anderen Beobachtungen bis auf  $1.5\text{ mm}$  ansteigen, andererseits bis auf  $0.5\text{ mm}$  sinken.

2. Der gesamte Längenzuwachs betrug innerhalb 24 Stunden beim Ästchen *A*  $0.44\text{ mm}$ , beim Ästchen *B*  $0.9\text{ mm}$ , beim Ästchen *C*  $0.64\text{ mm}$ . Bezogen auf die Gesamtlänge der wachsenden Region betrug also der Längenzuwachs bei *A*  $56\%$ , bei *B*  $85\%$ , bei *C*  $53\%$ . Die Ästchen wachsen demnach langsamer als Wurzeln phanerogamer Pflanzen. Nach den von Sachs<sup>1</sup> mitgeteilten Zahlenangaben berechnet sich z. B. der Gesamtzuwachs zweier Keimwurzeln von *Vicia Faba* in 24 Stunden, bezogen auf die Gesamtlänge der wachsenden Region, auf  $250\%$ .

3. Die Wachstumsschnelligkeit ist in der Spitzenregion des Ästchens am größten und nimmt gegen das basale Ende der wachsenden Region zu erst rascher, dann langsamer ab. Ausgiebiges Spitzenwachstum kombiniert sich demnach mit nachträglicher interkalärer Streckung. Die Ästchen von *Caulerpa* nehmen hinsichtlich der Wachstumsverteilung gewissermaßen eine Mittelstellung zwischen den Wurzelhaaren, Rhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia*,<sup>2</sup> Pilzhyphen<sup>3</sup> einerseits und den Wurzeln der höher entwickelten Pflanzen andererseits ein. Denn bei ersteren findet nur Spitzenwachstum statt, bei letzteren ist die interkaläre Streckung weit ausgiebiger als das Spitzenwachstum.

<sup>1</sup> J. Sachs, Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, I. Bd., 1874, p. 417.

<sup>2</sup> Vergl. G. Haberlandt, Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena 1886, p. 54 ff. — Derselbe, Über das Längenwachstum und den Geotropismus der Rhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia*. Österr. bot. Zeitschrift, 1889, Nr. 3.

<sup>3</sup> M. O. Reinhardt, Das Wachstum der Pilzhyphen. Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. 23, 1892.

Schließlich muß noch bemerkt werden, daß die interkalare Streckung der wachsenden Ästchen durch experimentelle Eingriffe ganz oder fast ganz unterdrückt werden kann, so daß nur noch Spitzenwachstum stattfindet. Zu Beginn meiner Versuche trachtete ich ein Verfahren ausfindig zu machen, welches ein besseres Festhaften der als Marken dienenden Glassplitter bewirken sollte. Zu diesem Zwecke bepinselte ich die Ästchen rasch mit einer Gelatinelösung, der Glaspulver zugesetzt war, und brachte dann die Pflanze in die Glasküvette. Nach 24 Stunden waren die Ästchen an der Spitze häufig geplatzt, das Plasma war in Form eines erstarrten Klumpens ausgetreten. Diejenigen Ästchen aber, welche die Prozedur gut überstanden hatten, zeigten nunmehr ausschließliches Spitzenwachstum. Nachstehend ein Beispiel. Die Einrichtung der Tabelle ist dieselbe wie oben.

Nummer der Zone	Länge der Zonen in Skalenteilen des Okular- mikrometers		Längen- zuwachs in Prozenten
	zu Beginn des Versuches	nach 24 Stunden	
I	15	45	200
II	30	30	0
III	40	40	0
IV	27	27	0
V	28	28	0

Dieses Beispiel lehrt zugleich, daß das Spitzenwachstum der mit einer dünnen Gelatinehülle versehenen Ästchen gegenüber dem der auf gewöhnliche Weise markierten Ästchen keineswegs zurückbleibt. Auf welche Weise die Gelatinehülle die interkalare Streckung zum Stillstande bringt, ist ungewiß, doch kann es sich kaum um eine rein mechanische Hemmung handeln. Bezüglich der Wurzeln hat Pfeffer<sup>1</sup> gefunden, »daß

<sup>1</sup> Vergl. Pfeffer, Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. 27, p. 482. — Fr. Hering, Über Wachstumskorrelationen etc. Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. 29, p. 144 ff.

durch Einschmelzen in Gelatine die Wachstumsverteilung in der Wurzel nicht wesentlich verändert wird.

#### IV.

Bekanntlich nimmt die geotropische Krümmung eines Organs zumeist in der am schnellsten wachsenden Region desselben ihren Anfang. Wenn aber die Perzeptionszone nicht mit der am schnellsten wachsenden Partie zusammenfällt, so pflegt die Krümmung in der der Perzeptionsstelle am nächsten liegenden Region zu beginnen; erst etwas später dehnt sie sich auf die am stärksten wachsende Region aus. Rothert<sup>1</sup> hat dies für die Keimblattscheiden der Gräser, Czapek<sup>2</sup> für Wurzeln nachgewiesen.

Unter der Voraussetzung, daß das geotropische Perzeptionsvermögen annähernd gleichmäßig über die ganze Länge der im Wachstum begriffenen Endpartie der Ästchen von *Caulerpa* verteilt ist, müßte man erwarten, daß nach der Horizontallegung die Krümmung in der am schnellsten wachsenden Endzone beginnen würde. An der Spitze hätte zunächst eine scharfe Krümmung einzutreten, die sich dann basalwärts allmählich verflachen müßte. Von einer solchen Form der Krümmung ist aber in Wirklichkeit nichts zu sehen. Die geotropische Krümmung beginnt vielmehr in einer ziemlich weit hinter dem Scheitel gelegenen Zone, in der das Längenwachstum schon viel langsamer verläuft als in der Endregion.

24 Stunden nach erfolgter Horizontallegung der Ästchen war in der Regel die Endpartie von 2 bis 2·5 mm Länge in flachem Bogen um 15 bis 30° geotropisch aufwärts gekrümmt (Fig. 4, 5), wobei die stärkste Krümmung in einer 0·5 bis 0·7 mm langen Zone, die 0·5 bis 0·7 mm hinter dem Scheitel begann, zu beobachten war. Die im schnellsten Längenwachstum begriffene Endzone war oft fast ganz gerade.

---

<sup>1</sup> W. Rothert, Über Heliotropismus. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 7, 1896, p. 189.

<sup>2</sup> Fr. Czapek, Über den Nachweis der geotropischen Sensibilität der Wurzelspitze. Jahrbücher für wiss. Botanik, Bd. 35, p. 361 ff.

Die Zone, in der die geotropische Krümmung beginnt, liegt manchmal unmittelbar vor den schon ausgewachsenen Teilen, ist also die am langsamsten wachsende Zone. In einem Falle war der Endteil des Ästchens durch zwei Marken in zwei gleich lange Zonen I und II von je  $0.32\text{ mm}$  Länge geteilt worden. Nach 24 Stunden war die Endzone (I) um  $0.58\text{ mm}$  gewachsen und fast ganz gerade geblieben; die Zone II dagegen, in welcher die geotropische Krümmung fast ausschließlich erfolgt war, hatte auf der Oberseite (Konkavseite), wo sich die Marken befanden, gar kein Längenwachstum erfahren; die auf Grund einer möglichst genauen Zeichnung ausgeführte Konstruktion ergab für die Unterseite (Konvexseite) einen Längenzuwachs von zirka  $0.07\text{ mm}$ . Der Krümmungswinkel betrug zirka  $40^\circ$ .

Nach einigen Tagen ist die geotropische Aufwärtskrümmung beendet. Der oberhalb der Krümmungszone befindliche Teil des Ästchens steht wieder vertikal aufrecht. Der Krümmungsbogen zeigt zuweilen keinen gleichmäßigen Verlauf, sondern zwischen flacheren Bogenstücken treten solche mit kürzerem Krümmungsradius auf (Fig. 3) — eine Erscheinung, die ich seinerzeit auch an den sich positiv krümmenden Rhizoiden von *Marchantia* und *Lunularia* beobachtet habe. Perioden energischerer Reaktion wechseln also mit solchen schwächerer Reaktion ab. Ob dies auf einem Wechsel des Grades der geotropischen Empfindlichkeit oder des Reaktionsvermögens beruht, bleibt unentschieden. Manche Ästchen vermochten sich überhaupt nicht wieder ganz aufzurichten, sondern wuchsen in mehr oder minder schräger Richtung nach aufwärts geradlinig weiter. Ob bei genügend langer Beobachtung schließlich nicht doch die Einstellung in die Lotlinie erfolgt wäre, ist eine offene Frage.

Die mit einer dünnen Gelatinehülle versehenen Ästchen (vergl. oben p. 587), die zunächst nur Spitzenwachstum zeigten, wiesen 24 Stunden nach der Horizontallegung noch keine geotropische Krümmung auf. Dieselbe trat erst nach einigen Tagen ein, als der durch Spitzenwachstum erzielte Zuwachs sich soweit verlängert hatte, daß nunmehr auch die interkalare Streckung wieder zur Geltung kam.

Sehr lehrreich sind die Erscheinungen, welche sich bei inverser Vertikalstellung der Ästchen (die Spitzen abwärts gerichtet) einstellen. Nach 24 Stunden läßt sich zwar eine schwache geotropische Krümmung der hinter der Endzone gelegenen Region wahrnehmen, in der Verlängerung dieser gekrümmten Zone liegt aber nicht die ursprüngliche Endzone, sondern ein unter dieser neuangelegter Scheitel, der also eine seitliche Auszweigung vorstellt (Fig. 6). Die ursprüngliche Endzone von ungefähr 0.2 mm Länge ist durch den neuen, höckerförmigen Vegetationspunkt aus ihrer Lage gebracht und zurückgedrängt worden, so daß sie trotz der schwachen geotropischen Krümmung der darunter befindlichen Zone nach wie vor vertikal abwärts oder sogar in entgegengesetzter Richtung etwas schräg abwärts orientiert ist. Besonders auffallend ist ferner, daß diese von der geotropischen Aufrichtung ausgeschlossene Endzone schon nach 24 Stunden abgestorben oder wenigstens im Absterben begriffen ist. Das im Scheitel befindliche Plasma ist zwar noch licht, der darunter befindliche Zellinhalt ist aber mißfarbig geworden, von braungelber Farbe und grenzt sich ziemlich scharf von dem ganz lichten, neuen Scheitel ab.

Nach 48 Stunden ist die geotropische Krümmung der hinter der neuen Vegetationsspitze gelegenen Zone noch etwas stärker geworden, die alte abgestorbene Spitze hat sich natürlich nicht verlängert und auch sonst nicht sichtbar verändert, die neue Spitze dagegen ist bereits ansehnlich gewachsen und schon länger als die alte (Fig. 7). Sie wächst horizontal oder etwas schräg abwärts geradlinig weiter, ohne die geringste Neigung zur geotropischen Aufwärtskrümmung zu zeigen.

Am dritten Tage ist das Bild im wesentlichen dasselbe. Die geotropische Krümmung der hinter der abgestorbenen Endzone befindlichen Region ist zum Stillstande gekommen, die neue Vegetationsspitze ist geradlinig weitergewachsen. Erst am vierten oder fünften Tage, bei langsamem Wachstum noch später, wenn die neue Spitze ungefähr so lang geworden ist, wie die gesamte, im Längenwachstum begriffene Region der vertikal aufwärts wachsenden Ästchen, beginnt sich dieselbe

in gleicher Weise geotropisch aufzurichten wie ein horizontal gelagertes Ästchen. Zuweilen wächst das neue Seitenästchen noch eine Zeitlang horizontal weiter, bevor es sich geotropisch aufwärts krümmt (Fig. 8).

Die im Dunkeln entstandenen negativ geotropischen Ästchen von *Caulerpa prolifera* erfahren also durch die Inversstellung insofern eine schwere Schädigung, als ihre Vegetationspitze bald abstirbt. Unter ihr entsteht seitlich ein neuer Vegetationspunkt.

Die gesamte geotropische Aufwärtskrümmung geht in zwei scharf voneinander geschiedenen Phasen vor sich: zuerst erfolgt eine schwache geotropische Krümmung des primären Ästchens und dann nach entsprechender Pause eine ausgiebige Krümmung des sekundären Ästchens. Dementsprechend lassen sich auch an dem ganzen sympodialen Krümmungsbogen zwei räumlich getrennte Abschnitte unterscheiden, die dort ineinander übergehen, wo die abgestorbene primäre Vegetationspitze dem Krümmungsbogen aufsitzt.

Dieser meines Wissens bisher einzig dastehende Modus der geotropischen Aufrichtung bei inverser Stellung des parallelotropen Organs gibt zu manchen Fragen Veranlassung, auf die ich die Antwort schuldig bleiben muß. Warum stirbt überhaupt die primäre Vegetationsspitze in inverser Stellung ab? Sinken in ihr Protoplasma, respektive in dessen Hautschicht spezifisch schwerere Körperchen hinab, welche destruierend wirken oder geht seitens des neugebildeten Vegetationspunktes ein schädigender Einfluß auf den primären aus? Wird die Lage des neuen Vegetationspunktes durch die Krümmungsrichtung der dahinter gelegenen Zone der primären Achse bestimmt oder ist das Umgekehrte der Fall? Ein genaueres Studium dieser Korrelationen lag außerhalb des Planes meiner Arbeit und hätte auch Zeitmangels halber unterbleiben müssen.

## V.

Im vorstehenden Abschnitte wurde gezeigt, daß die geotropische Krümmung der horizontal gelegten Ästchen nicht in der am schnellsten wachsenden Endregion, sondern in einer

dahinter gelegenen Zone beginnt; der geotropische Krümmungsbogen umfaßt einen ziemlich langen Abschnitt des Ästchens, die Endzone ist aber daran nicht beteiligt. Es liegt nun kein Grund zu der Annahme vor, daß die Perzeption des Schwerkraftreizes in einer anderen Zone erfolgt als in der, welche die geotropische Krümmung ausführt. Nichts spricht dafür, daß die Geoperzeption, wie bei den Wurzeln, in der Spitze des Ästchens stattfindet und daß demnach von hier aus eine Reiztransmission nach dem Reaktionsort eintritt. Diese Möglichkeit wäre nur dann ins Auge zu fassen, wenn die Scheitelregion nicht die Zone schnellsten Längenwachstums wäre. Da sie es aber ist, so würde sie zweifellos auch am frühesten und schnellsten die geotropische Krümmung ausführen, wenn sie überhaupt im stande wäre, den Schwerkraftreiz zu perzipieren.

Haben wir aber in jener Zone des Ästchens, in welcher die geotropische Krümmung vor sich geht, zugleich die reizperzipierende Zone zu erblicken, so taucht nunmehr die Frage auf, ob in dieser Region, der Statolithentheorie entsprechend, spezifisch schwerere Körperchen nachweisbar sind, welche auf die Plasmahaut der physikalisch unteren Membranpartie einen Druck ausüben.

Das Vorkommen von Stärke im Zellinhalte von *Caulerpa prolifera* hat bereits Nägeli<sup>1</sup> nachgewiesen. Die kleinen Stärkekörnchen haben nach ihm eine längliche, auf der einen Seite konvexe, auf der anderen Seite abgeplattete Gestalt und entstehen unter dem mit »Schleim« gefüllten Punctum vegetationis einzeln oder zu mehreren »nicht unmittelbar im Zelleninhalt, sondern in besonderen kleinen Schleimzellchen«. »Wenn diese Stärkekörner fertig gebildet sind, so werden die Bläschen resorbiert.« Nägeli hat demnach bereits die Entstehung der Stärkekörner von *Caulerpa* in Leukoplasten beobachtet.

Später hat Janse<sup>2</sup> das Vorhandensein von farblosen »Amyloplasten« bloß vermutungsweise angegeben.

---

<sup>1</sup> L. c., p. 138, 149, 150.

<sup>2</sup> L. c., p. 200.

Wenn man den Stengel einer frisch aus dem Meere gehaltenen *Caulerpa* durchschneidet, so kann man in seinem ausfließenden, milchsaftähnlichen Inhalt reichlich Stärkekörner beobachten, welche eine längliche, eiförmige Gestalt besitzen und häufig, wie dies schon Nägeli angegeben, auf einer Längsseite abgeplattet, ja zuweilen schwach konkav sind (Fig. 9 a, b). Ihre Länge beträgt 4 bis 7  $\mu$ . Bei genügend starker Vergrößerung läßt sich deutlich beobachten, daß die Stärkekörner in Leukoplasten liegen, deren Stroma um den breiteren Teil des Stärkekornes eine äußerst dünne Schichte bildet, am spitzeren Ende desselben dagegen eine abgerundete, dickere Kappe darstellt. Das Stärkekorn ist also im Leukoplasten exzentrisch gelagert. Im kappenförmigen Teil des Leukoplasten habe ich stets ein kleines, ziemlich stark lichtbrechendes, nach Jodzusatz sich nicht bläuendes Körnchen oder Tröpfchen gefunden, das sich in Alkohol teilweise löst und zu einem winzigen Reste zusammenschrumpft. Über die Natur dieses Körnchens weiß ich nichts näheres anzugeben. Ich fand es auch schon in jenen sehr kleinen, rundlichen Leukoplasten, die in ihrem Inneren noch keine Stärkekörnchen aufweisen (Fig. 9 c). Diese stärkelosen Leukoplasten besitzen ungefähr dieselbe Größe und Gestalt, wie die recht kleinen Chlorophyllkörner der Blätter, in denen zuweilen ganz am Rand ein kleines, stäbchenförmiges Stärkekorn vorkommt.

Größere Stärkekörner wie in den Leukoplasten habe ich in Chlorophyllkörnern nie beobachtet.

In den im Dunkeln entstandenen Ästchen lassen sich noch nach mehrwöchentlicher Verdunklung sehr zahlreiche, allerdings schon winzig kleine Stärkekörnchen nachweisen (Fig. 10 b). Sie besitzen eine stäbchenförmige, zuweilen etwas gekrümmte Gestalt, sind durchschnittlich 3  $\mu$  lang und kaum 1  $\mu$  dick und treten hauptsächlich in den inneren Teilen des Plasmakörpers auf, in den Belegen der Zellstoffbalken und in den strömenden Plasmasträngen. In dem die Scheitelregion ausfüllenden Plasma kommen sie gar nicht oder nur vereinzelt vor.

Außer dieser feinkörnigen »Wanderstärke« im Inneren des Plasmakörpers treten auch in dem in Ruhe befindlichen

plasmatischen Wandbelege<sup>1</sup> Stärkekörner auf. Dieselben sind zum Teile von gleicher Größe und Gestalt wie die Körnchen der Wanderstärke, zum Teil aber sind sie rundlich gestaltet und etwas größer als diese; auch treten häufig zusammengesetzte Körner auf, die aus 2 bis 5 Teilkörnern bestehen. Dieser Unterschied zwischen den beiderlei Stärkekörnern ist gewöhnlich nur wenig auffallend, zuweilen wird er aber größer und in einem Falle war er besonders ausgeprägt. In diesem Ästchen von 12 *cm* Länge fanden sich knapp unter der Zellmembran in einer Zone, die 0.5 *mm* hinter dem Scheitel begann und zirka 4 *mm* lang war, fast ausschließlich und in gleichmäßiger Verteilung relativ große, zusammengesetzte Stärkekörner vor. Sie bestanden aus 2 bis 5 Teilkörnern und besaßen eine meist rundliche, oder auch unregelmäßige Gestalt (Fig. 10 *a*); ihr Durchmesser betrug 4 bis 8  $\mu$ , im Durchschnitt 6  $\mu$ . Pro Gesichtsfeld (0.068 *mm*<sup>2</sup>) zählte ich durchschnittlich 35 solcher Stärkekörner, was 514 Körner pro 1 *mm*<sup>2</sup> ergibt. Übergangsformen zwischen diesen und den um vieles kleineren, zirka 3  $\mu$  langen und 1  $\mu$  dicken Körnchen der Wanderstärke ließen sich nicht beobachten.

In der die geotropische Krümmung ausführenden Region der Ästchen treten also im ruhenden protoplasmatischen Wandbelege Stärkekörner auf, die sehr wohl als Statolithen fungieren können. Inwieweit in der Größe und Gestalt dieser Stärkekörner eine Anpassung an die Statolithenfunktion vorliegt, muß unentschieden bleiben.

Daß die Stärkekörner im Wandbelege nicht auf größere Entfernungen hin verschiebbar sind und bei horizontaler Lage der Ästchen keine einseitige Ansammlung zeigen, ist begreiflich. Sie würden ja sonst in der geotropischen Gleichgewichtslage des Ästchens abwärts sinken und der plasmatische Wandbeleg der geotropisch empfindlichen Zone wäre dann gegebenenfalls stärkefrei, die geotropische Reizung könnte nicht erfolgen.

---

<sup>1</sup> Daß in den Blättern von *Caulerpa prolifera* der die Hauptmenge der Chlorophyllkörner enthaltende plasmatische Wandbeleg sich in relativer Ruhe befindet, hat bereits Janse nachgewiesen (l. c., p. 183, 184, 200).

Überhaupt wird man in allen nicht zellulär gebauten, respektive einzelligen, geotropisch empfindlichen Pflanzenorganen entweder gleichmäßig im ganzen Plasmaschlauche verteilte, relativ wenig bewegliche Statolithen erwarten dürfen, von denen dann nach Störung des geotropischen Gleichgewichtes nur die den physikalisch unteren Wandpartien anliegenden in Aktion treten — oder es müssen im Plasmakörper eigene Statozyten (Vakuolen) fixiert sein, in denen leicht bewegliche Statolithen enthalten sind. Als ein Beispiel für den ersten Typus können die Ästchen von *Caulerpa* namhaft gemacht werden; ein Beispiel für den zweiten Typus sind nach Giesenhagen<sup>1</sup> die Wurzelhaare von *Chara*, vielleicht auch die Endvakuolen von *Closterium* mit ihren Gipskriställchen.

Zu Gunsten der Auffassung, daß die im ruhenden plasmatischen Wandbeleg der *Caulerpa*-Ästchen auftretenden Stärkekörner als Statolithen fungieren, spricht in hohem Maße der nachstehende Versuch.

Am 27. März wurde eine *Caulerpa*-Pflanze mit zwei Blättern aus dem verdunkelten Kulturgefäß in die Glasküvette gebracht und so orientiert, daß die an jedem Blatte vorhandenen, schön entwickelten, aufrechten Ästchen horizontal standen. Das eine Blatt (*A*) war kleiner, von hellgrüner Farbe, gegen die Spitze zu etwas verbleicht; seine acht Ästchen waren in der unteren Hälfte blaßgrün, in der oberen milchweiß. Das zweite Blatt (*B*) war größer, dunkler grün, seine zwölf Ästchen zeigten bis auf die 1 mm lange, milchweiße Spitze eine schön grüne Färbung.

Nach 24 Stunden waren drei Ästchen des Blattes *A* an der Spitze geplatzt; die übrigen zeigten, obwohl sie ansehnlich in die Länge gewachsen waren, keine Spur einer geotropischen Aufwärtskrümmung. Dagegen waren alle Ästchen des Blattes *B* in flachen Bögen geotropisch aufwärts gekrümmt. Der Erhebungswinkel betrug 25 bis 40°.

<sup>1</sup> K. Giesenhagen, Über innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln von *Chara*. Berichte der deutschen bot. Ges., Bd. 19, 1901. Die Einwände, welche vor kurzem Zacharias (Über Statolithen bei *Chara*, ebenda, Bd. 23, 1905, p. 358) gegen die Deutung der Glanzkörperchen als Statolithen geltend gemacht hat, kann ich nicht für zutreffend halten.

Nun wurde in die Glasküvette Jodjodkaliumlösung gegossen, um die Plasmakörper zu fixieren und die Stärkekörner zu bläuen. Nach einer halben Stunde schnitt ich die Ästchen ab und untersuchte sie mikroskopisch.

In den Ästchen des Blattes *A*, die sich nicht geotropisch gekrümmt hatten, enthielt der plasmatische Wandbeleg bis gegen die Scheitelregion zu dichtgedrängt farblose Chromatophoren von der Größe und Gestalt der Chlorophyllkörner, aber keine Spur von Stärke. In den Ästchen des Blattes *B*, welche geotropische Krümmungen zeigten, waren aber, zwischen den wandständigen Chlorophyllkörnern gleichmäßig verteilt, ziemlich zahlreiche Stärkekörner von wechselnder Größe und rundlicher Gestalt vorhanden. Bei genauer Einstellung ließ sich bestimmt ermitteln, daß diese Stärkekörner dicht unter der Zellwand lagen.

Die Ästchen mit wandständigen Stärkekörnern hatten sich also geotropisch gekrümmt, die stärkelosen dagegen nicht. Ich erblicke darin einen Beweis für die Annahme, daß jene Stärkekörner in den negativ geotropischen Ästchen von *Caulerpa* als Statolithen fungieren. Man wird dagegen wahrscheinlich wieder einwenden, daß gleichzeitig mit dem Verschwinden der Stärke möglicherweise auch die geotropische Sensibilität verloren gegangen sei. Bisher ist aber noch niemals auch nur der Versuch gemacht worden, den Nachweis zu erbringen, daß die Sensibilität gerade in dem Zeitpunkt erlischt, in dem die Stärke verschwindet.

Das vollständige Fehlen der Stärkekörner in der am schnellsten wachsenden Scheitelzone der Ästchen macht es auch verständlich, warum in dieser keine geotropische Krümmung eintritt. Denn wenn selbst in der Scheitelregion das Plasma sensibel sein sollte, was ich nicht für wahrscheinlich halte, so könnte es doch mangels der Statolithenstärke nicht gereizt werden. Eine Reizleitung von den dahinter gelegenen geotropisch krümmungsfähigen Zonen aus findet aber offenbar nicht statt; zumindestens löst sie keine Krümmung aus.

---

Auf den Transversalgeotropismus des »Rhizoms« von *Caulerpa* und auf den positiven Geotropismus ihrer »Wurzeln« hat bereits Reinke<sup>1</sup> hingewiesen. Inwieweit die für die negativ geotropischen Ästchen ermittelten Tatsachen auch für jene Organe Geltung besitzen, müssen künftige Untersuchungen lehren.

---

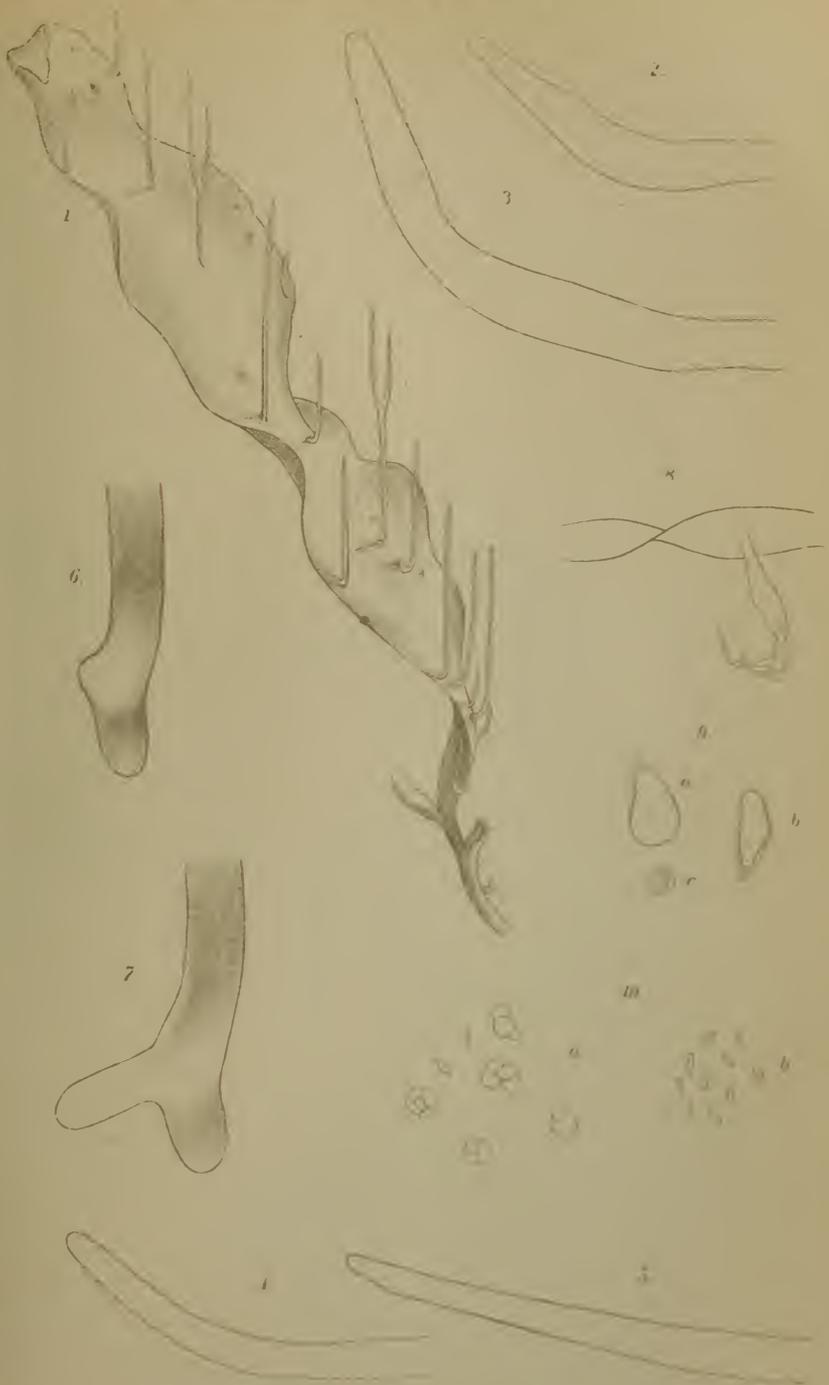
<sup>1</sup> J. Reinke, Über *Caulerpa*. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. Neue Folge, Bd. 5, Kiel 1899, p. 79.

### Erklärung der Abbildungen.

---

- Fig. 1. Ein »Blatt« von *Caulerpa prolifera* mit den im Dunkeln entstandenen, negativ geotropischen Ästchen. Natürliche Größe.
- Fig. 2 bis 5. Geotropische Krümmungen der horizontal gelagerten Ästchen. Fig. 4 und 5 nach einem Tage. Fig. 2 nach zwei Tagen, Fig. 3 nach drei Tagen. Vergr. 20.
- Fig. 6. Ein invers gelagertes Ästchen (Spitze nach abwärts) nach einem Tage. Die Vegetationsspitze ist abgestorben, darunter hat sich links ein neuer Scheitel gebildet. Vergr. 30.
- Fig. 7. Dasselbe Ästchen nach zwei Tagen.
- Fig. 8. Zwei invers gelagerte Ästchen nach acht Tagen; die neugebildeten Seitenästchen haben sich schließlich geotropisch aufwärts gekrümmt. Natürliche Größe.
- Fig. 9. Leukoplasten aus dem Rhizom von *Caulerpa prolifera*; *a* und *b* mit je einem großen Stärkekorn, *c* ohne Stärke. Vergr. 1400.
- Fig. 10. Stärkekörner eines mehrere Wochen alten Ästchens; *a* zusammengesetzte Stärkekörner im ruhenden plasmatischen Wandbeleg, *b* stäbchenförmige Körner der »Wanderstärke« im Inneren des Protoplasten. Vergr. 700.
-

# Haberlandt, G. Geotropismus von *Gaultheria prolifera*



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [115](#)

Autor(en)/Author(s): Haberlandt Gottlieb Johann Friedrich

Artikel/Article: [Über den Geotropismus von Caulerpa prolifera 577-598](#)