

etwa in Form der bei solcher Gelegenheit sich stets bildenden Ammoniumverbindungen, nach meinen Erfahrungen den besten Stickstoffquellen für Algen. Wie gerade an assimilierbaren Stickstoffverbindungen in den Naturwässern ein relativer Mangel vorhanden ist, worauf auch das stark beförderte Gedeihen bei schon geringerer und alleiniger Zugabe einer solchen zum Wasser hinweist, ist zur Genüge bekannt.

Charkow, Botanisches Institut.

65. G. Haberlandt: Über die Plasmahaut der Chloroplasten in den Assimilationszellen von *Selaginella Martensii* Spring.

Mit Tafel XX.

Eingegangen am 21. November 1905.

I.

In den trichterförmigen, epidermalen Assimilationszellen des Laubblattes von *Selaginella Martensii* befindet sich fast ausnahmslos nur je ein grosser, muldenförmiger Chlorophyllkörper, der schon von PRILLIEUX¹⁾ beobachtet und später von mir²⁾ genauer beschrieben worden ist. Derselbe kleidet in der unteren Hälfte der Zelle die Wandungen ringsum vollständig aus und ist in der Mitte, d. i. am Grunde der Zelle am dicksten, während er sich gegen den lappigen oder mit zipfelförmigen Vorsprüngen versehenen Rand zu allmählich auskeilt. Der Zellkern ist regelmässig am Grunde der Mulde dem Chlorophyllkörper aufgelagert. Enthält der letztere Stärkekörner, so treten dieselben zunächst in den dem Zellkern benachbarten Teilen des Chloroplasten auf.

Gelegentlich meiner Untersuchungen über die Lichtsinnesorgane der Laubblätter fiel mir auf, dass der muldenförmige Chloroplast auf seiner konkaven Seite, d. i. gegen das Zelllumen zu, von einer ziemlich stark lichtbrechenden, relativ derben Plasmahaut ausgekleidet wird, die anscheinend ganz homogen und beiderseits scharf abgegrenzt ist. Ihre Dicke beträgt im lebenden Zustande etwa 0,3 bis 0,4 μ . Gegen den Zellsaft zu wird sie noch von einer dünnen

1) E. PRILLIEUX, Sur le mouvement de la chlorophylle dans les Sélaginelles, Comptes rendus, T. 78, 1874.

2) G. HABERLANDT, Die Chlorophyllkörper der Selaginellen, Flora 1888.

körnigen Plasmaschicht, in der auch der Zellkern liegt, bedeckt. Jedenfalls handelt es sich also nicht um die innere Hautschicht des Protoplasten, beziehungsweise um die Vakuolenwand, sondern um eine besonders differenzierte Grenzschicht zwischen dem Chloroplasten und dem Cytoplasma.¹⁾ Dieselbe tritt aber, wie erwähnt, nur auf der Konkavseite des Chloroplasten auf; auf seiner Konvexseite, d. i. gegen die Zellwand zu, fehlt sie vollständig.

Da die in Rede stehende Plasmahaut, wie bei scharfer Einstellung auf die dünne Randpartie des lebenden Chloroplasten festgestellt werden kann, farblos ist, so lässt sich kaum entscheiden, ob sie phylogenetisch, bzw. ontogenetisch ein Differenzierungsprodukt des Chloroplasten oder des ihn bedeckenden Cytoplasmas vorstellt. Aber selbst dann, wenn die cytoplasmatische Herkunft der Plasmahaut feststehen sollte, so wird man sie doch im ausgebildeten Zustand der Zelle als ein besonderes Organ des Chloroplasten betrachten müssen. Ihre Ausdehnung deckt sich nämlich vollständig mit der des muldenförmigen Chloroplasten, nirgends ragt sie über den Rand desselben vor, und bei den unten zu besprechenden, unter dem Einfluss des Lichtes vor sich gehenden Umlagerungen des Chloroplasten wird sie von diesem mitgenommen.

Wenn sich der muldenförmige Chloroplast ein- oder mehrmal teilt, was in der Nähe der Blattbasis Regel ist, dann wird auch die Plasmahaut in ebensoviele Abschnitte zerteilt, die nun den einzelnen, grosse Chlorophyllkörner darstellenden Teilprodukten des Gesamtchloroplasten auf ihren dem Zellinnern zugekehrten Seiten anliegen. Dieselbe Erscheinung beobachtete ich auch an der Mehrzahl der Chloroplasten des Assimilationsgewebes einzelner Blätter von Zweigen, die ungefähr eine Woche lang in einer Glasschale unter Wasser getaucht waren. Während die meisten Blätter auch nach erfolgter Infiltration mit Wasser grün geblieben waren und in den Trichterzellen unzerteilte muldenförmige Chloroplasten aufwiesen, zeigten einzelne Blätter eine bräunliche Farbe, ihr Schwammparenchym war abgestorben und in den trichterförmigen Assimilationszellen traten an Stelle je eines grossen muldenförmigen Chloroplasten 4--7 entsprechend kleinere rundliche oder mit zipfelförmigen Fortsätzen versehene Chlorophyllkörner auf, die wandständig waren und auf ihrer dem Zelllumen zugekehrten Seite mit den in Rede stehenden Plasmahäuten bekleidet erschienen. Wahrscheinlich handelte es sich um parasitisch erkrankte Blätter, doch konnte ich einen parasitären Organismus nicht mit Sicherheit nachweisen. Durch den Besitz einer Plasmahaut unterschieden sich die

1) G. HABERLANDT, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Leipzig, 1905. S. 102.

Chlorophyllkörner der Trichterzellen der erkrankten [Blätter auffallend von den Chlorophyllkörnern des Schwammparenchym und der unteren Epidermis der gesunden Blätter, denen die einseitig ausgebildete Plasmahaut vollständig fehlt. — Dieses strenge Gebundensein der Plasmahaut an die Chloroplasten der Trichterzellen und ihre Teilprodukte weist jedenfalls darauf hin, dass dieselbe ein wichtiges Organ dieser Chloroplasten vorstellt; jeder Chloroplast bildet mit der ihn bedeckenden Plasmahaut eine morphologisch-physiologische Einheit.

Schon oben wurde erwähnt, dass die Plasmahaut bereits in der lebenden Zelle beobachtet werden kann. Viel deutlicher tritt sie aber an fixiertem Material hervor. Wenn man frische Schnitte unter dem Deckglas mit Alkohol fixiert und entfärbt, so fällt jetzt die Plasmahaut durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen — sie glänzt hell auf — und ihre beiderseits scharfe Konturierung besonders auf.¹⁾ Man sieht jetzt auch, dass sie sich gegen den dünnen Rand des Chloroplasten zu allmählich auskeilt.

Solche mit Alkohol behandelte Blattquerschnitte können nun auch zu Färbungsversuchen verwendet werden — Parakarmin und Boraxkarmin, ferner Eosin, Safranin und Fuchsin S färben die Plasmahaut nur in geringem Masse, dagegen erzielt man mit Pikrinanilinblau, Methylenblau und Methylgrün mehr oder weniger intensive Färbungen.

Eine hübsche Tinktion der Plasmahaut erhält man rasch und leicht auf folgende Weise: Nach Fixierung und Entfärbung der Schnitte bzw. der Chloroplasten durch Alkohol zieht man mittelst Fliesspapier einige Tropfen einer ziemlich stark verdünnten Pikrinanilinblaulösung unter dem Deckglas durch und lässt die Lösung einige Minuten lang auf das Präparat einwirken. Man kontrolliert die zunehmende Färbung unter dem Mikroskop und ersetzt die Farbstofflösung durch mit Wasser verdünntes Glycerin (50 pCt.), sobald das Cytoplasma sich bläut, die Chloroplasten aber noch ungefärbt oder nur schwach tingiert sind. Jeder Blattquerschnitt enthält einige Zellen, in denen die Tinktion gut gelungen ist. Von dem mehr violettblauen Cytoplasma, das den muldenförmigen Chloroplasten auskleidet, hebt sich die stark lichtbrechende grünlichblaue Plasmahaut scharf ab. Wenn der Chloroplast vom Alkohol nicht vollständig entfärbt worden ist, dann kontrastiert seine jetzt gelbbraunliche Farbe lebhaft mit dem grünblauen Farbenton der ihn bedeckenden Plasmahaut.

1) Es empfiehlt sich, nur Blätter mit stärkefreien oder wenigstens stärkearmen Chloroplasten zur Untersuchung zu verwenden. Anderenfalls sind die zahlreichen kleinen Stärkekörner der Beobachtung sehr hinderlich.

Mit einer wässerigen, ziemlich stark verdünnten Fuchsin-Methylgrünlösung lässt sich eine hübsche Doppelfärbung erzielen. Nachdem die mit Alkohol fixierten und entfärbten Schnitte 10 bis 20 Minuten, wenn nötig, noch länger, in der Farbstofflösung verweilt haben, bringt man sie in verdünntes Glyzerin und sieht nun in den gut fixierten Zellen das Cytoplasma blassrot, die Chloroplasten ziemlich intensiv rot, die sie bedeckende Plasmahaut dagegen blau gefärbt. Die Tinktion ist zwar keine intensive, doch immerhin stärker, als die der Zellwände, welche sich gleichfalls blau färben. Auch mit stark verdünnter Eosin-Methylenblaulösung habe ich Doppelfärbungen erzielt, doch fielen dieselben nicht so schön aus, wie die früher erwähnte.

Von der Eisenhämatoxylinfärbung der Plasmahaut soll erst weiter unten, bei Besprechung ihrer feineren Struktur, die Rede sein.

An mit Alkohol fixierten und entfärbten Präparaten macht die Plasmahaut der Chloroplasten den Eindruck eines dichten, derben und relativ recht konsistenten Gebildes. Doch quillt sie in mässig verdünnter Kalilauge und Salzsäure rasch auf und wird von Eau de Javelle ebenso bald gelöst wie das Stroma des Chloroplasten. Bei Behandlung mit letzterem Reagens wird nach vorausgegangener Fixierung und Entfärbung mit Alkohol zuerst das Cytoplasma gelöst, dann werden die Chloroplasten ganz homogen, durchscheinend, die Plasmahaut quillt schwach auf und ist zunächst noch stark lichtbrechend, allmählich nimmt aber ihr Lichtbrechungsvermögen ab, ihre Abgrenzung gegen das Stroma des Chloroplasten wird undeutlicher, und schliesslich verschwindet sie ungefähr gleichzeitig mit dem Chloroplasten. Bei Verdauungsversuchen mit Pepsin-Salzsäure¹⁾ bei 34° C. schrumpfen in den vorher mit Alkohol behandelten Schnitten die Chloroplasten nach einigen Stunden stark zusammen, sie werden grossenteils gelöst und von ihren substanzarmen Resten²⁾ heben sich nun die stark lichtbrechenden, nur ganz schwach gequollenen Plasmahäute scharf ab (Fig. 2). Auch vom Cytoplasma und den Zellkernen sind nur substanzarme Reste übrig geblieben. Die Unverdaulichkeit der mit Alkohol fixierten Plasmahäute gibt sonach ein vortreffliches Mittel an die Hand, um dieselben besonders deutlich hervortreten zu lassen.

II.

Ich gehe nun zur feineren Struktur der in Rede stehenden Plasmahaut über. — Auf Blattquerschnitten durch das lebende Blatt

1) 1 Teil Pepsin-Glyzerin (GRÜBLER), 3 Teile Wasser, 0,2 pCt. Salzsäure.

2) Vgl. E. ZACHARIAS, Über Eiweiss, Nuclein und Plastin, Bot. Ztg. 1883, S. 213. FR. SCHWARZ, Morph. und chem. Zusammensetzung des Protoplasmas Breslau, 1887, S. 73.

sind immer in einer grösseren Anzahl von Trichterzellen die muldenförmigen Chloroplasten beschädigt und desorganisiert. Sie haben sich von der Zellwand zurückgezogen, sind deformiert, aufgequollen, vakuolig und grobkörnig geworden. In diesem Zustande sucht man meist ganz vergeblich nach der Plasmahaut; sie ist anscheinend spurlos verschwunden. Werden solche Chloroplasten mit Alkohol fixiert und entfärbt und in verdünntem Glyzerin beobachtet, so kann man hin und wieder Reste der Plasmahaut wahrnehmen, die aber jetzt ein ganz anderes Aussehen darbietet, als im intakten Zustande. (Fig. 3.) Sie ist nicht mehr stark lichtbrechend, auch nicht von homogener Beschaffenheit, sondern besteht aus regelmässig einandergereihten kleinen Körnchen. Nur sehr selten kann man sie ihrer ganzen Ausdehnung nach verfolgen, gewöhnlich ist sie nur streckenweise sichtbar. Häufig ist es wegen der körnigen Beschaffenheit des Chloroplasten überhaupt nicht mehr möglich, die Plasmahaut aufzufinden.

Aus dieser Beobachtung geht schon hervor, dass die Plasmahaut aus einer stark lichtbrechenden, leicht desorganisierbaren verquellenden Grund- oder Zwischensubstanz und in sie eingelagerten kleinen Körnchen besteht, die eine einfache Lage bilden und resistenter sind.

In Übereinstimmung damit stehen die Veränderungen, welche die Plasmahaut bei Behandlung mit 10procentiger Kochsalzlösung erleidet. Werden frische Blattquerschnitte in die Lösung gebracht, so tritt zunächst Plasmolyse ein; sehr bald wird aber dieselbe wieder rückgängig, wobei die Chloroplasten stark aufquellen und grobkörnig werden. Die Plasmahaut verliert meist ihr starkes Lichtbrechungsvermögen und wird undeutlicher. Nach Entfärbung mit Alkohol und Zusatz von 50 pCt. Glyzerin erscheint die Plasmahaut dünner, fein gekerbt, stellenweise sogar körnig. Hin und wieder erinnert ihre Beschaffenheit an die in Zellen mit zerstörten Chloroplasten; zuweilen ist sie aber noch recht gut erhalten. Es ist also wenigstens teilweise eine Aufquellung oder Lösung der Grundsubstanz erfolgt, in die die kleinen Körnchen eingebettet sind.

Am besten kann man die regelmässige Körnchenstruktur der Plasmahaut nachweisen, wenn man entsprechend fixierte Mikrotomschnitte nach der BENDA'schen Eisenhämatoxylinmethode behandelt. Die frischen Objekte, kleine Zweige mit angeschnittenen Blättern, wurden mit Chromosmiumessigsäure und KAISER'scher Sublimatessiglösung fixiert und nach sorgfältigem Auswaschen in üblicher Weise durch Alkohol und Chloroform in Paraffin übertragen. Die Mikrotomschnitte von 4 und 6 μ Dicke wurden dann 24 St. lang in dem mit 1 Vol. destill. Wasser verdünnten Liquor ferri sulfurici oxydati gebeizt, sorgfältig ausgewaschen und dann bis zum Schwarzwerden in 1 prozentige wässrige Hämatoxylinlösung

gebracht. Die Differenzierung erfolgte in der mit 5 Vol. Wasser verdünnten Eisenbeize. Nach wiederholter Kontrolle wurden die Schnitte in Xylol-Canadabalsam eingeschlossen. Die mikroskopische Untersuchung erfolgte mit REICHERT's Objektiven für homogene Immersion $\frac{1}{18}$ und $\frac{1}{12}$, ferner mit den ZEISS'schen Apochromaten 3.0 und 2.0 mm.

Ist die Fixierung und Färbung gut gelungen, so bietet der Chloroplast mit seiner Plasmahaut das folgende Aussehen dar. Der Körper des Chloroplasten ist gegen seine Konkavseite zu nur schwach violett gefärbt, gegen die Konvexseite wird die Färbung dunkler und ist im basalen Teile, der an die untere Querwand der Trichterzelle angrenzt, am intensivsten. Der Chloroplast zeigt ferner eine radiale Streifung, beziehungsweise einen mehr oder weniger scharf ausgeprägten maschigen Bau, wobei die einzelnen Maschen radial gestreckt sind und spitz zulaufen. Unter der Plasmahaut, d. i. auf der Konkavseite, sind die Maschen am grössten, gegen die Basis des Chloroplasten zu werden sie immer enger, die Substanz desselben wird immer dichter. In höchst auffälliger Weise hebt sich von der blassvioletten Konkavseite des Chloroplasten die intensiv schwarzviolette oder auch ganz schwarze Plasmahaut ab. (Fig. 5 und 6). Bei genügender Vergrösserung und guter scharfer Differenzierung sieht man, dass die Plasmahaut aus sehr regelmässig aneinandergereihten Körnchen besteht, also ein fein perlschnurartiges Aussehen darbietet. Die Körnchen sind es, die sich so stark gefärbt haben, die Zwischensubstanz ist anscheinend nur schwach gefärbt. Stellenweise macht es den Eindruck, als seien mehrere Körnchen seitlich miteinander verschmolzen. Die schönsten Bilder erhält man nach Fixierung mit Chromosmiumessigsäure (Fig. 5). An den mit Sublimatessig fixierten Objekten sind der Plasmahaut noch einzelne dunkel gefärbte Körnchen von ungleicher Grösse aufgelagert, über deren Beschaffenheit und Provenienz ich nichts auszusagen weiss (Fig. 6). Der der Plasmahaut aufliegende Zellkern fällt namentlich durch den stark tingierten Nukleolus auf. Auf der Konvexseite des Chloroplasten fehlt jede Spur eines solch auffallenden Gebildes, wie es die Plasmahaut der Konkavseite darstellt.

Da die Körnchenstruktur der Plasmahaut nach dem Vorausgegangenen auf sehr verschiedene Art nachweisbar ist, so darf man sicher sein, dass es sich in ihr nicht um ein Kunstprodukt handelt.

III.

Worin besteht nun die Funktion der im Vorstehenden beschriebenen Plasmahaut? Mit der Assimilationstätigkeit des Chloroplasten kann ihr Vorhandensein jedenfalls nicht unmittelbar zu-

sammenhängen, denn sie fehlt den Chloroplasten des Schwammparenchyms und der unteren Epidermis. Auch kann es sich um keine den Stoffaustausch zwischen dem Chloroplasten und dem umgebenden Cytoplasma regulierende Plasmahaut handeln, denn sie ist ja nur auf der Konkavseite des muldenförmigen Chloroplasten vorhanden; auf der Konvexseite grenzt der Chloroplast unmittelbar an eine dünne Cytoplasmaschicht. Ebenso ist die schon von vornherein recht unwahrscheinliche Annahme von der Hand zu weisen, dass die Plasmahaut eine Art von Reserveeiweisschicht, etwa als Produkt einer hypothetischen Stickstoffassimilation des Chloroplasten, vorstelle. Denn selbst nach 14 tägiger vollständiger Verdunkelung einer Versuchspflanze im Warmhause war die Plasmahaut noch vollkommen erhalten, allerdings zeigte sie jetzt nach Fixierung mit Alkohol im optischen Durchschnitt einen feingekerbten Kontur, stellenweise sogar aneinandergereihte stark lichtbrechende Körnchen. Ein Teil der Grundsubstanz scheint also aufgelöst worden zu sein; eine solche Abmagerung war aber auch alles, was zu beobachten war. Wäre die Plasmahaut nur eine Reservesubstanz, so wäre sie nach so langer Verdunkelung wahrscheinlich ebenso vollständig aufgelöst und verbraucht worden, wie die in den Chloroplasten enthaltenen Stärkeköerner.

Um die Funktion der Plasmahaut feststellen zu können, muss man nach einem physiologischen Merkmal suchen, durch das sich die muldenförmigen Chloroplasten der Trichterzellen (und die durch ihre Zersplitterung entstandenen Chlorophyllkörner) von denen der Schwammparenchymzellen und der unteren Epidermis unterscheiden. Ein solches Merkmal besteht in ihrem lokomotorischen Verhalten gegenüber der Richtung des einfallenden stärksten zerstreuten Lichtes.

Von PRILLIEUX¹⁾ ist bereits festgestellt worden, dass die muldenförmigen Chloroplasten in den Trichterzellen von *Selaginella Martensii*, welche im diffusen Tageslichte den Grund der Zellen einnehmen, bei intensiverer Beleuchtung, im Sonnenlichte, auf die Seitenwände hinüberwandern. In der Oberflächenansicht des Blattes zeigen die Chloroplasten jetzt Halbmondgestalt. Wie bereits STAHL²⁾ bemerkt hat, findet also bei diffusem Lichte Flächenstellung, bei intensiver Beleuchtung Profilstellung statt. Dies gilt auch für die zu kettenförmigen Verbänden vereinigten Chlorophyllkörner des Schwammparenchyms und der unteren Epidermis. Bei gewöhnlichem Tageslichte liegen sie im Schwammparenchym den unteren, zur Organfläche parallelen Wänden an, in der unteren Epidermis

1) l. c. S. 507.

2) E. STAHL, Über den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche, Bot. Zeit., 1880, S. 340.

den Innenwänden. Sie befinden sich also in der Flächenstellung. Wenn man die Blätter von unten her direktem Sonnenlichte aussetzt, so wandern die Chlorophyllkörner auf die Seitenwände hinüber und nehmen im Schwammparenchym ungefähr jene Lage ein, wie in den flachen sternförmigen Zellen des Blattes von *Oxalis acetosella*, wenn es direkt besonnt wird.¹⁾ Sie zeigen also Profilstellung.

In den Trichterzellen von *Selaginella Martensii* sind aber die muldenförmigen Chloroplasten nur dann ganz regelmässig am Grunde der Zellen gelagert, wenn sich das Blatt bzw. der Spross in transversal-heliotropischer Stellung, das ist in der fixen Lichtlage, befindet, wenn also das stärkste zerstreute Licht annähernd senkrecht zur Blattfläche einfällt. In dieser Lage befindet sich, streng genommen, nur der mittlere Teil des Chloroplasten in der Flächenstellung. Er wird am stärksten beleuchtet, und zwar um so mehr, als auf ihm infolge der Konvexität der Aussenwand der Trichterzelle ein helles Mittelfeld zustande kommt. Die den schrägen Seitenwänden anliegenden Randteile des Chloroplasten werden also von den einfallenden Lichtstrahlen nur unter spitzen Winkeln getroffen, sind aber ringsum ungefähr gleich stark beleuchtet. Immerhin empfängt der Chloroplast in dieser Lage am meisten Licht, so dass der Ausdruck „Flächenstellung“ wenigstens im physiologischen Sinne zutrifft.

Wenn man nun das Blatt aus seiner fixen Lichtlage herausbringt, so dass es vom einfallenden stärksten zerstreuten Licht schräg getroffen wird, so ändert sich natürlich die Intensitätsverteilung des Lichtes auf der Oberseite (Konkavseite) des Chloroplasten. Die Randpartie ist jetzt nicht mehr gleichmässig beleuchtet, sondern auf der der Lichtquelle abgekehrten Seite am stärksten, weil hier die Strahlen annähernd senkrecht einfallen, auf der entgegengesetzten Seite am schwächsten, weil da die Strahlen den Chloroplasten unter sehr spitzen Winkeln treffen, eventuell parallel zu seiner Oberfläche einfallen. Das Mittelfeld ist jetzt schwächer beleuchtet als früher. Diese Veränderung der Intensitätsverteilung führt zu einer Verlagerung des Chloroplasten: er gleitet allmählich auf jene Partien der schrägen Seitenwände hinüber, die von den schräg einfallenden Lichtstrahlen annähernd senkrecht bzw. unter möglichst günstigen Winkeln getroffen werden (Fig. 4). In der Oberflächenansicht haben die Chloroplasten demnach jetzt Halbmondgestalt und sind sämtlich so gelagert, dass sie ihre konkaven Seiten der Lichtquelle zukehren. Jetzt ist die Beleuchtung der Chloroplasten wieder eine annähernd regelmässige, möglichst günstige, der Chloroplast befindet sich wieder in der Flächenstellung.

Die Versuche, welche dieses Ergebnis hatten, wurden im Ok-

1) Vgl. STAHL, l. c. S. 338.

tober ausgeführt, als das diffuse Tageslicht schon ziemlich stark gedämpft war. Die *Selaginella*-Sprosse kamen in flachen Glasschalen in eine heliotropische Kammer, deren durchlöchernte Vorderwand einem Laboratoriumsfenster zugekehrt war. Das Licht fiel durch ein kreisrundes Loch von 10 cm Durchmesser unter einem Winkel von etwa 45° auf die Blätter ein. Die mittlere Entfernung derselben von dem Zentrum des Loches betrug 22 cm. Bei der derart erzielten geringen Lichtintensität waren die Chloroplasten gewöhnlich schon nach 1½—2 Stunden, wenn auch nur teilweise, auf die der Lichtquelle abgekehrten Seitenwände hinübergewandert. Nach 6 Stunden waren sie aber fast alle vollständig in die neue Flächenstellung eingerückt; die untere Querwand der Trichterzellen war jetzt vom Chloroplasten meist ganz entblösst.

Diese Umlagerung unter dem Einfluss der veränderten Richtung des einfallenden Tageslichtes zeigen auch die durch Zerklüftung der grossen Chloroplasten entstandenen Chlorophyllkörner, welche im epidermalen Assimilationsgewebe der Blattbasis auftreten; allerdings tritt die Umlagerung langsamer ein. Die Chlorophyllkörner bzw. Chlorophyllketten des Schwammparenchyms und der unteren Epidermis dagegen zeigen bei Änderung der Richtung des einfallenden gedämpften Tageslichtes keine Veränderung ihrer Lage, und zwar auch dann nicht, wenn man die Sprosse in umgekehrter Lage, die Unterseite nach oben, schräg beleuchtet und wenn die Intensität der Beleuchtung durch Entfernung der Vorderwand der heliotropischen Kammer gesteigert wird.

Die muldenförmigen Chloroplasten der Trichterzellen und die durch ihre Zerklüftung entstandenen Chlorophyllkörner sind also in viel höherem Grade lichtempfindlich, als die Chlorophyllkörner des Schwammparenchyms und der unteren Epidermis. Die ersteren vermögen die Richtung des einfallenden gedämpften Tageslichtes zu perzipieren und eine dementsprechende Lage einzunehmen, die letzteren dagegen nicht. Nur die ersteren besitzen die in dieser Mitteilung beschriebene Plasmahaut, den letzteren fehlt sie. Da liegt es nun nahe, zwischen diesen morphologischen und physiologischen Tatsachen einen Kausalzusammenhang anzunehmen und in der Plasmahaut der muldenförmigen Chloroplasten und ihrer Teilprodukte das lichtperzipierende Organ derselben zu erblicken.

Dass die unter dem Einfluss des Lichtes Ortsbewegungen ausführenden Chloroplasten photisch empfindlich sind, kann nach den namentlich von STAHL festgestellten Tatsachen keinem Zweifel unterliegen.¹⁾ Ob bei der Ausführung der Bewegung die Chloroplasten

1) Vgl. PFEFFER, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. II. Bd. S. 784, wo die Gründe

nur dirigierend wirken oder aktiv tätig sind, kommt hier nicht in Betracht. Wenn bei so hochgradiger Lichtempfindlichkeit, wie sie die muldenförmigen Chloroplasten von *Selaginella Martensii* besitzen, ein eigenes Perzeptionsorgan für den Lichtreiz ausgebildet wird, so kann dies im Grunde genommen nicht mehr überraschen, als wenn die phototaktischen Algenschwärmersporen in ihrem Augenfleck, bzw. in dem ihm angelagerten farblosen Plasma ein scharf differenziertes Lichtperzeptionsorgan besitzen.

Zugunsten dieser Annahme, die ich ausdrücklich nur als eine naheliegende Hypothese hinstelle, spricht nicht nur der schon erwähnte Umstand, dass die besprochene Plasmahaut bloss den so lichtempfindlichen Chloroplasten der Assimilationszellen zukommt. Auch ihre Lage auf der dem einfallenden Lichte zugekehrten Konkavseite der Chloroplasten stimmt mit jener Annahme gut überein.

Bemerkenswert ist schliesslich noch, dass die feinere Struktur der in Rede stehenden Plasmahaut eine unverkennbare Analogie mit den von HESSE¹⁾ so sorgfältig studierten „Stiftchensäumen“ der Sehzellen niederer Tiere aufweist. Ein solcher Stiftchensaum besteht aus palisadenartig nebeneinander gereihten, räumlich betrachtet in einer Fläche angeordneten äusserst kleinen Stiftchen, die aber auch nur in Form von knöpfchenartigen Gebilden entwickelt sein können²⁾. Diese Stiftchen und Knöpfchen sind aller Wahrscheinlichkeit nach die eigentlichen lichtperzipierenden Elemente der Retina und werden als Enden von Neurofibrillen aufgefasst. Vielleicht sind die so regelmässig nebeneinander gereihten Körnchen in der Plasmahaut der Chloroplasten von *Selaginella* gleichfalls die lichtperzipierenden Elemente. Es ist vielleicht kein Zufall, dass die Eisenhämatoxylinmethode nicht nur beim Nachweise der Stiftchensäume, sondern auch der körnigen Struktur der Chloroplastenhaut so vortreffliche Dienste leistet. Dass ich mit diesem Hinweise nur eine Möglichkeit andeute, ist selbstverständlich.

Es fragt sich jetzt noch, wie im Hinblick auf die unter dem Einfluss des Lichtes vor sich gehenden Umlagerungen der Chloroplasten im Assimilationsgewebe der Blätter von *Selaginella Martensii* die transversal heliotropische Stellung der Laubsprosse, ihre fixe Lichtlage, zustande kommt. Wie wir gesehen haben, ist die nächste Folge eines schrägen Lichteinfalles eine entsprechende Umlagerung der Chloroplasten, wodurch dieselben wieder annähernd in die Flächenstellung gelangen. So wird sehr rasch wieder eine für den Assimi-

welche für die photische Empfindlichkeit der Chlorophyllkörner sprechen, übersichtlich zusammengestellt sind.

1) R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. Zeitschrift für wissenschaft. Zoologie, Bd. 72, 1902, S. 589 ff.

2) R. HESSE, l. c. p. 600.

lationsprozess günstige Beleuchtung der Chloroplasten erzielt. Diese Umlagerung ermöglicht aber auch den den Seitenwänden und unteren Querwänden anliegenden Plasmahäuten der trichterförmigen Assimilationszellen die Perzeption der Lichtrichtung. Jene Wandpartien, die bei schrägem Lichteinfall von den Lichtstrahlen unter sehr spitzen Winkeln getroffen werden oder sogar parallel zur Lichtrichtung orientiert sind, werden, obwohl von den Chloroplasten entblösst, schwächer beleuchtet sein, als die gegenüberliegenden Wandpartien, auf die das Licht unter günstigeren Winkeln, ev. senkrecht einfällt. Allerdings werden diese Wandpartien, bzw. ihre Plasmahäute von den ihnen anliegenden Chloroplasten beschattet sein; doch ist es nicht wahrscheinlich, dass dadurch die Intensität des Lichtes so stark herabgesetzt wird, wie durch den sehr schrägen oder parallelen Lichteinfall auf der gegenüberliegenden Seite, zumal ja auch noch die Linsenwirkung der vorgewölbten Aussenwände für eine Lichtkonzentration sorgt. Wenn aber auch der Intensitätsunterschied die Reizschwelle nicht erreichen sollte, so haben doch die lichtempfindlichen Plasmahäute in der verschiedenen Qualität des sie treffenden Lichtes ein Mittel zur Verfügung, um die Lichtrichtung wahrzunehmen. Unter den umgelagerten Chloroplasten werden eben die Plasmahäute von andersfarbigem Lichte getroffen, als an den von ihnen entblösten Stellen. — Andererseits habe ich schon früher¹⁾ erwähnt, dass bei den Selaginellen, die dem Typus der *S. Martensii* angehören, möglicherweise nur die den vorgewölbten Aussenwänden anliegenden Plasmahäute den Lichtreiz aufnehmen.

Ob auch bei anderen Selaginellen die trichterförmigen Assimilationszellen im Besitz von Plasmahäuten sind, werden künftige Untersuchungen lehren müssen.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Trichterförmige Assimilationszelle im lebenden Zustande.
 „ 2. Chloroplast mit der Plasmahaut nach Fixierung mit Alkohol und nachträglicher mehrstündiger Behandlung mit angesäuerter Pepsin-Glyzerinlösung.
 „ 3. Ein bei der Präparation zerstörter, deformierter Chloroplast nach Behandlung mit Alkohol in 50 pCt. Glyzerin.

1) Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, S. 102. In dieser Arbeit habe ich die im Vorstehenden besprochene Plasmahaut der Chloroplasten, da mir die Umlagerungen derselben unter dem Einfluss der Richtung des einfallenden Lichtes geringerer Intensität noch nicht bekannt waren, in hypothetischer Weise als die lichtempfindliche Plasmahaut der ganzen Zelle angesprochen. Diese Annahme wird durch die obigen Darlegungen richtiggestellt.

- Fig. 4. Assimilationszelle mit verlagertem Chloroplasten, der sich annähernd in der Flächenstellung befindet. Der Pfeil gibt die Lichtrichtung an.
 „ 5. Chloroplast mit der Plasmahaut nach Fixierung mit Chromosmiumessigsäure; Einbettung in Paraffin und Färbung mit Eisenhämatoxylin.
 „ 6. Desgleichen nach Fixierung mit Sublimat-Eisessig.

Die Fig. 1, 2, 3, 5 und 6 sind bei etwa 850facher Vergrößerung gezeichnet.

66. C. Correns: Weitere Untersuchungen über die Gynodioecie.

Eingegangen am 22. November 1905.

Vor Jahresfrist habe ich an dieser Stelle¹⁾ einen ersten Bericht über meine Untersuchungen mit gynodioecischen Pflanzen gegeben; ich habe sie inzwischen fortgesetzt und ausgedehnt und will hier nur über das berichten, was mir geeignet erscheint, das schon im Vorjahr formulierte Vererbungsgesetz noch klarer hervortreten zu lassen.

Ich hatte (bei *Satureia hortensis* und *Silene inflata*) gefunden, dass die beiden Hauptformen, in denen eine gynodioecische Art auftritt, die zwitterige und die weibliche, aus den Samen vorwiegend bis fast ausschliesslich wieder sich selbst hervorbringen, ein Schluss, zu dem die zwei einzigen mir bekannten einschlägigen Versuche, der von DARWIN mit *Thymus* ♀ und der etwas ausführlicher beschriebene von WILLIS mit *Origanum* ♂, noch nicht berechtigten.²⁾

Dieses Hervorbringen von fast lauter gleichen Nachkommen beruht nicht allein darauf, dass die beiden Geschlechtsformen Keimzellen mit verschiedenen Anlagen, oder vielleicht denselben Anlagen in verschiedenem Zustand, hervorbringen, sondern auch darauf, dass die neuen, in den Keimzellen der weiblichen Pflanze vorhandenen

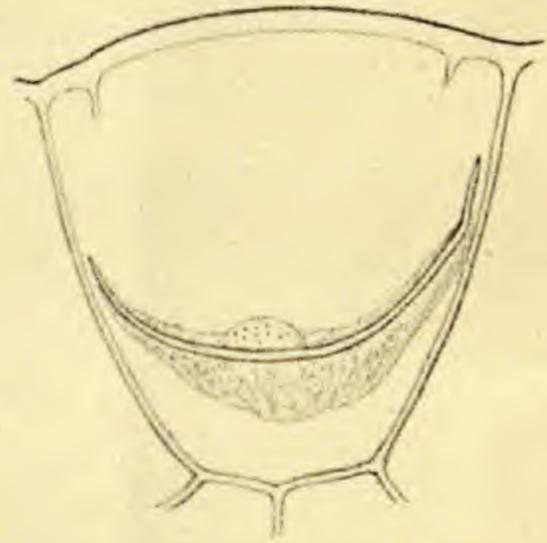
1) Experimentelle Untersuchungen über die Gynodioecie. Diese Berichte, Bd. XXII, Heft 8, S. 506 (1904). Dort sind auch die Versuche DARWIN's und WILLIS' zitiert.

2) Zu einer im Grunde gleichen Ansicht ist inzwischen auch W. BURCK (Die Mutation als Ursache der Kleistogamie, Extrait du Recueil des Travaux botaniques Néerlandais, Vol. 1, 2. S. 95 u. f., 1905, gekommen, ohne eigene Versuche zu machen. Denn wenn er die weibliche Form als eine Mutante der zwitterigen anspricht, so ist das dasselbe, wie wenn ich ihre Erblichkeit betont habe. BURCK hat meine Arbeit, die ihm experimentelle Belege hätte liefern können, nur benützt, um an ihr anmerkungsweise zwei Ausstellungen zu machen, die auf Missverständnissen beruhen.

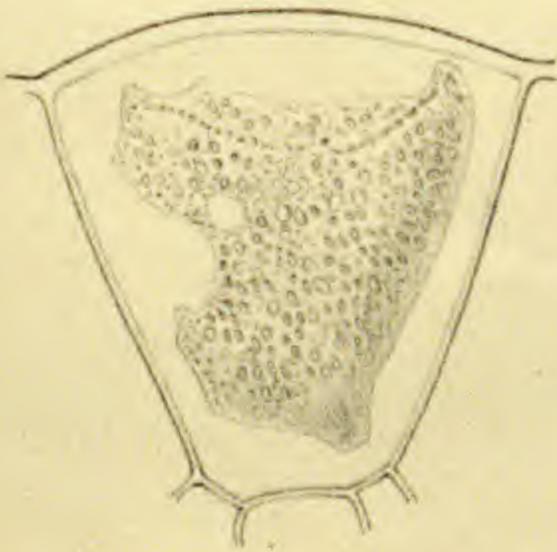
1.



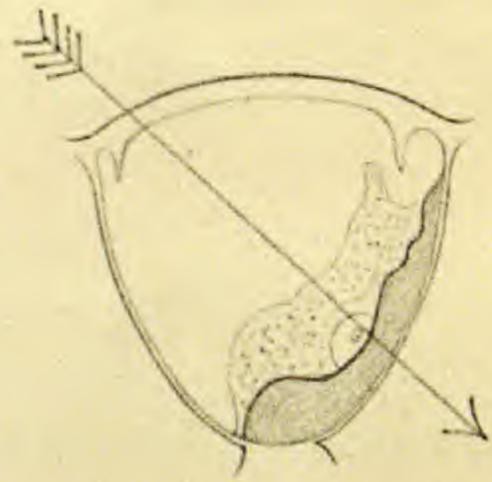
2.



3.



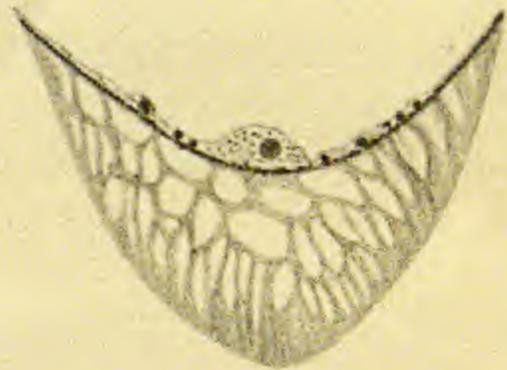
4.



5.



6.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [23](#)

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

Artikel/Article: [Über die Plasmahaut der Chloroplasten den Assimilationszellen von Selaginella Martensii Spring. 441-452](#)