

Mitteilungen.

I. G. Senn: Weitere Untersuchungen über die Gestalts- und Lageveränderung der Chromatophoren.

(Mit 7 Textfiguren.)

(Eingegangen am 4. September 1909.)

Bei meinen Untersuchungen über die Gestalts- und Lageveränderung der Chromatophoren (1908) mußte ich mich in Anbetracht der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen auf die Beantwortung der prinzipiellen Fragen beschränken. Aber auch unter diesen konnten nicht alle mit der wünschenswerten Gründlichkeit behandelt werden. Ich habe deshalb seit dem Abschluß meiner Arbeit die zweifelhaften oder überhaupt nicht festgestellten Punkte im Auge behalten und werde die Ergebnisse meiner Untersuchungen in zwangloser Reihenfolge veröffentlichen, um mit der Zeit die mit der Gestalts- und Lageveränderung der Chromatophoren in Verbindung stehenden Erscheinungen so weit als möglich aufzuklären.

Seit der Publikation meiner Arbeit sind zwei Untersuchungen über dasselbe Thema veröffentlicht worden.

So untersuchte F. KNOLL (1908, S. 1227 ff.) die von mir als Locomotionsorgane in Anspruch genommenen Fortsätze des farblosen Peristromiums und kam, wenigstens bei *Funaria*, in der Hauptsache zu denselben Resultaten. Hinsichtlich der *Phanerogamen* dagegen äußert er, wie mir scheint, unbegründete Bedenken, seine Resultate zu verallgemeinern. Eine gründliche Besprechung der Unterschiede zwischen den von KNOLL und mir vertretenen Auffassungen behalte ich mir für eine spätere Publikation vor.

Dagegen kann ich darauf verzichten, die Mitte Juni dieses Jahres erschienene Arbeit K. LINSBAUERS und E. ABRANOWICZs (1909, S. 137 ff.) hier zu besprechen, da ich dies in der Zeitschrift für Botanik, Bd. I, S. 592 ff. bereits getan habe. Ich beschränke mich hier deshalb darauf, festzustellen, daß die Art, wie LINSBAUER meine 9 Monate vor der seinigen erschienene Arbeit behandelt, unkorrekt ist, und daß seine Resultate durch die in meinem Buche mitgeteilten zahlreichen Versuche als unhaltbar erwiesen

worden sind. Ich habe deshalb keine Veranlassung, meine Resultate im Hinblick auf LINSBAUERS Arbeit nachzuprüfen.

Außer den beiden abgeschlossenen, im folgenden mitgeteilten Untersuchungen habe ich in letzter Zeit noch solche über den Einfluß der einzelnen Spektralfarben — nicht nur der rotgelben und blauvioletten — auf die Chloroplastenverlagerung angestellt. Der definitiven Publikation vorgreifend, möchte ich auf Grund dieser Versuche die in meinem Buche gemachten Angaben dahin berichtigen, daß die durch eine gesättigte Kaliumbichromat-Lösung durchgegangenen Strahlen den Chloroplasten von *Vaucheria* und *Funaria* gegenüber nicht völlig wirkungslos sind, immerhin so schwach wirken, daß sie bei *Funaria* durch einen starken Fugewandreiz in ihrer Wirkung aufgehoben werden können.

I. Die winterliche Lagerung der Chloroplasten in den Palissadenzellen ausdauernder Laubblätter.

Über das Zustandekommen der von KRAUS (1874, S. 406) entdeckten und von HABERLANDT (1876, S. 253 f.) näher untersuchten winterlichen Lagerung der Chloroplasten in den Parenchymzellen von Stengeln und Laubblättern phanerogamer Pflanzen konnte ich im Abschnitt meines Buches (1908), der vom Einfluß der Temperatur handelt, nur mehr oder weniger sichere Vermutungen aussprechen.

Da ich durch Abkühlung der in Luft befindlichen Laubblätter keine Häufung der Chloroplasten im Grunde der Palissadenzellen erzeugen konnte, schloß ich aus KRAUS' Darstellung (1874, S. 406), wonach die Chloroplastenhäufung in den Grundgewebezellen an stark und öfter bereiften Pflanzen zu sehen ist, sowie aus einer eigenen Beobachtung an *Prunus Laurocerasus* (SENN 1908, S. 125), daß die den Pflanzenorganen anliegenden Eiskristalle des Reifs die Ansammlung der Chloroplasten in der inneren Zellpartie bedingen.

Um diesen Schluß auf seine Richtigkeit zu prüfen, habe ich im Winter 1908/09 mit *Bellis perennis* und *Arabis alpina* genaue Versuche angestellt und ferner eine *Potentilla*-Species (wahrscheinlich *P. mixta* Nolte, Bastard von *procumbens* Sibth. und *reptans* L.) auf die Lagerung ihrer Chromatophoren geprüft.

Das Ziel der Versuche bestand in der Feststellung, ob bei gleichen Temperaturverhältnissen die Chloroplasten der Palissadenzellen in bereiften Blättern Apostrophe annehmen, in unbereiften dagegen nicht. Daß dabei auch für möglichst

gleichartige Beleuchtung gesorgt wurde, verstand sich in Anbetracht meiner Versuche über den Einfluß niederer Temperatur auf die Lichtstimmung der Chromatophoren (SENN 1908, S. 120) von selbst.

1. Versuchsanordnung.

Die Pflanzen waren längere Zeit vor den Versuchen in Töpfe gesetzt und im Kalthaus im diffusen Tageslicht gehalten worden. An Winterabenden, welche für den folgenden Morgen den Eintritt des Reifs erwarten ließen, wurden zwei dieser Topfpflanzen an einem allseitig freien Platze des Botanischen Gartens aufgestellt, und zwar die eine unbedeckt, die andere von einer durch ein Eisenstativ horizontal gehaltenen 30 cm langen, 25 cm breiten und 2 mm dicken Fensterscheibe überdacht. Dabei befand sich die Scheibe 5—10 cm über dem oberen Rande des Topfes.

Während nun am folgenden Morgen die unbedeckte Pflanze mit einer weißen Reifschicht bedeckt war, zeigte das von der Glasscheibe bedachte Exemplar keine oder nur sehr vereinzelte Eiskriställchen. Der Reif hatte sich auf der Glasscheibe niedergeschlagen.

Daß die Temperatur der Luft unter der Scheibe durch diese Bedachung keine Erhöhung erfahren hatte, konstatierte ich mit zwei Minimum-Thermometern, von denen das eine, horizontale, unter der Glasscheibe, das andere, vertikale, neben der unbedeckten Pflanze aufgestellt worden war. Durch wiederholte Aufstellung beider Instrumente im Freien hatte ich mich davon überzeugt, daß die Unterschiede in ihren Angaben höchstens 0,25 ° C betragen, eine Differenz, die, wie die Versuche zeigten, für die Chloroplasten-Anordnung nicht in Betracht kommt.

Bei jeder Kontrolle der Versuche wurde je ein Blattstück von der Pflanze abgeschnitten, unter der Luftpumpe mit Sublimatalkohol injiziert und dadurch fixiert. Somit war jede durch das Auftauen der Blätter etwa verursachte Lageveränderung der Chloroplasten von vornherein ausgeschlossen. Diese Blattstücke wurden dann in Paraffin eingebettet, geschnitten und mit Säurefuchsin gefärbt. (Vgl. SENN 1908, S. 303.)

2. Versuchsprotokolle.

Bellis perennis. 1908 XI. 30.—XII. 2.

XI. 30. 3,15 A. Von 2 Pflanzen die eine frei, die andere unter Glasscheibe ins Freie gestellt; von jeder Pflanze 1 Blatt fixiert.

Befund an der Pflanze.

Pflanzen aus dem Kalthause, unter optimalen Licht- und Temperatur-Verhältnissen gehalten.

Befund an Mikrotomschnitten.

Paliss.-Parench.: Epistrophe.
Schwamm-Parench.: Diastrophe.

XII. 1. 9,00 M. Pflanze im Freien.

Minimal-Temperatur (berechnet): — 7° C. Blätter gefroren, dicht bereift, fast völlig weiß, mit großen Eiskristallen.	Paliss.-Parench.: Chloroplasten un- regelmäßig gelagert, nur stellen- weise und auch da keine deutliche Apostrophe. Schwamm-Parench.: Diastrophe.
---	---

Pflanze unter Glas.

Blätter gefroren, mit vereinzelt, sehr kleinen Reifnadeln, erscheinen deshalb noch grün.	Paliss.-Parench.: Epistrophe. Schwamm-Parench.: Diastrophe.
--	--

Beide Pflanzen tagsüber vor der Sonne geschützt und abends wieder frei, resp. unter Glas aufgestellt. Maximale Lufttemperatur am XII. 1.: + 1,5° C.

XII. 2. 9,00 M. Ueber Nacht ist kein frischer Reif gefallen.

Pflanze im Freien.

Minimal-Temperatur: — 3,5° C. Blätter noch mit der gestrigen Reifschicht bedeckt.	Paliss.-Parench.: Deutliche Häu- fung, besonders in der Nähe des Blattrandes. Schwamm-Parench.: Diastrophe bis Peristrophe.
---	---

Pflanze unter Glas.

Minimal-Temperatur: — 3° C. Blätter welk, nicht gefroren, eisfrei.	Paliss.-Parench.: Völlige Epistrophe. Schwamm-Parench.: Diastrophe.
---	--

11,30 M. alle Blätter samt Glasscheibe eisfrei, offenbar etwas besonnt.

***Bellis perennis.* 1909 I. 18.—I. 20.**

I. 18. Abends von 2 Pflanzen die eine frei, die andere unter Glasscheibe ins Freie gestellt.

Befund an der Pflanze.

Befund an Mikrotomschnitten.

I. 19. 9,15 M. Pflanze im Freien.

Minimal-Temperatur: — 4° C. Blätter leicht bereift.	Paliss.-Parench.: Meist Epistrophe, nur stellenweise schwache Häufung. Schwamm-Parench.: Diastrophe bis Peristrophe.
--	---

Pflanze unter Glas.

Minimal-Temperatur: — 4° C. Blätter nicht bereift.	Paliss.-Parench.: Epistrophe. Schwamm-Parench.: Diastrophe.
---	--

Beide Pflanzen frei, vor der Sonne geschützt stehen gelassen. Maximale Lufttemperatur am I. 19.: + 1,5° C.

I. 19. 4,00 A. Pflanze im Freien.

Blätter bereift.	Paliss.-Parench.: Schwamm-Parench.:	} Gleiche Anordnung wie 9,15 M.
------------------	--	---------------------------------------

Pflanze unter Glas.

Blätter unbereift.	Paliss.-Parench.: Schwamm-Parench.:	} Gleiche Anordnung wie 9,15 M.
--------------------	--	---------------------------------------

Befund an der Pflanze.

Befund an Mikrotomschnitten.

I. 20.

Pflanze im Freien.

Minimal-Temperatur: $-5,5^{\circ}$ C.
Blätter bereift.

Paliss.-Parench.: Chloroplasten unregelmäßig gelagert, bald in Peristrophe, bald im Innern oder in beiden Zellenden gehäuft.

Schwamm-Parench.: Diastrophe.

Pflanze unter Glas.

Minimal-Temperatur: $-5,5^{\circ}$ C.
Blätter unbereift.

Paliss.-Parench.: Epistrophe.

Schwamm-Parench.: Diastrophe.

Arabis alpina. 1909 I. 25.—26.

I. 25. Abends von 3 Pflanzen 2 frei, die dritte unter Glas aufgestellt. An einer der beiden frei aufgestellten Pflanzen ein Blatt umgedreht, so daß die Unterseite nach oben gekehrt ist.

Befund an der Pflanze.

Befund an Mikrotomschnitten.

I. 26. 10,00 M.

Pflanzen im Freien.

Minimal-Temperatur: -12° C.

1. Oberseite stark bereift.

Paliss.-Parench.: Chloroplasten im Grunde der Palissadenzellen gehäuft.

Schwamm-Parench.: Diastrophe bis Peristrophe.

2. Unterseite bereift. Das invers gestellte Blatt hat sich eingerollt, so daß die Oberseite bereift wurde; anderes Blatt mit bereifter Unterseite fixiert.

Paliss-Parench.: Keine Häufung der Chloroplasten. Epistrophe.

Schwamm-Parench.: Chloroplasten in den der Epidermis anliegenden Zellen gehäuft, und zwar meist an der von der Epidermis abgekehrten Zellwandpartie, seltener an seitlichen Fugenwänden.

Pflanze unter Glas.

Minimal-Temperatur: $-12,5^{\circ}$ C.

Paliss.-Parench.: Epistrophe.

3. Blätter nur mit zerstreuten Eisnadeln auf der Oberfläche.

Schwamm-Parench.: Diastrophe.

3. Beobachtungen an Freilandpflanzen.

Die Häufung der Chloroplasten in den Palissadenzellen habe ich auch an frei überwinternden Exemplaren von *Bellis perennis*, *Arabis alpina*, und *Potentilla mixta* Nolte [vgl. S. (13)], sowie an *Prunus Laurocerasus* (SENN 1908 S. 125) beobachtet.

Unter den *Arabis*-Blättern ist besonders dasjenige von Interesse, dessen Unterseite stark bereift worden war (1909, I, 20). Während in den Palissadenzellen, wohl von einer früheren Bereifung her, eine schwache Chloroplastenhäufung vorhanden war, zeigten die der untern Epidermis anliegenden Schwammparenchymzellen eine starke Häufung der Chloroplasten. Diese lagen entweder einer seitlichen Fugenwand oder der von der Epidermis abgekehrten

Hinterwand der Schwammparenchymzellen an, hatten sich also vor dem kalten Eisbelag der Epidermis zurückgezogen.

Sehr wichtig ist auch die in den Palissadenzellen von *Potentilla* beobachtete Kältelage der Chloroplasten, weil sie sich von der bei dieser Pflanze vorkommenden Dunkellage deutlich unterscheidet. In dem zweischichtigen Palissadengewebe zeigen nämlich nach Bereifung nur die Zellen der oberen, der Epidermis unmittelbar anliegenden Schicht die Chloroplastenhäufung, während diejenigen der innern Schicht normale Epistrophe aufweisen. Ganz anders bei drei Tage verdunkelten Blättern. Hier ist die Häufung der Chloroplasten auch in der inneren Palissadenzellschicht erfolgt, gerade wie in den Schwammparenchymzellen, deren Chromatophoren in den bereiften Blättern ebenfalls noch die Lichtlage (Diastrophe) beibehalten hatten. Die Kältelage ist somit von der Dunkellage prinzipiell verschieden.

4. Ergebnisse der Versuche und Beobachtungen.

Aus den angeführten Versuchs- und Beobachtungsergebnissen lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

1. Die winterliche Lage der Chloroplasten ausdauernder Laubblätter tritt nur in den der oberen Epidermis direkt anliegenden Parenchymzellen der Blätter ein; sie unterscheidet sich dadurch wesentlich von der durch Dunkelheit erzeugten Apostrophe und von der im intensiven Licht eintretenden Parastrophe.

2. Bei gleich intensiver Abkühlung der Laubblätter erfolgt nur in den einer bereiften Epidermis anliegenden Parenchymzellen (gewöhnlich in den Palissadenzellen, in invers gestellten Blättern jedoch in den Schwammparenchymzellen) eine Häufung der Chloroplasten und zwar in der von der kalten Epidermis abgekehrten Partie der Zelle.

3. Eine allgemeine photische Umstimmung der Chloroplasten, wie sie an abgekühlten *Diatomeen*-, *Funaria*- und *Elodea*-Chromatophoren bekannt geworden ist (SENN 1908 S. 119 ff.), der zufolge die Chromatophoren eine bei mittlerer Temperatur als optimal empfundene Lichtintensität als ultraoptimal fliehen, liegt nicht vor, da sonst auch in den Schwammparenchymzellen, und bei *Potentilla* auch in der unteren Palissadenzellschicht, die Parastrophe, resp. eine Häufung der Chloroplasten eintreten müßte, was aber nicht der Fall ist. Ebensowenig kann die Häufung der Chloroplasten durch den Verlust ihrer phototaktischen Reizbarkeit verursacht sein, demzufolge sie während der Nächte allmählich in Apostrophe übergehen würden, tagsüber aber nicht mehr

in die Lichtlage zurückzukehren vermöchten. Auch in diesem Falle müßte die Apostrophe in allen Blattzellen eintreten, was aber nicht zutrifft.

4. Wie ich schon in meinem Buche (SENN 1908) aus den von KRAUS (1874 S. 406) gemachten Beobachtungen, sowie aus einem allerdings vereinzelt eigenen Befund geschlossen habe, muß somit die winterliche Häufung der Chloroplasten in den Palissadenzellen der ausdauernden Laubblätter auf Grund zahlreicher übereinstimmender Versuche und Beobachtungen auf eine lokale Wirkung des die Kälte besser als Luft leitenden Reifbelages zurückgeführt werden.

5. Wie diese Verlagerung im einzelnen erfolgt, wurde nicht festgestellt. Sicher ist jedoch, daß es sich nicht um einen Rückgang des gesamten Protoplasten, sondern höchstens um eine Verlagerung des halbflüssigen Protoplasmas samt seinen Einschlüssen, den Chromatophoren, handelt. Aus Analogie mit den übrigen Chloroplastenverlagerungen und besonders auf Grund meines Nachweises thermotaktischer Reizbarkeit der *Funaria*-Chloroplasten (SENN 1908 S. 121 ff.), wird man annehmen dürfen, daß auch die Chloroplasten in den Parenchymzellen der Laubblätter dank ihrer Thermotaxis selbständig aus dem abgekühlten nach dem wärmeren Ende der Palissadenzelle wandern.

Diese Verlagerung kann natürlich nur so lange erfolgen, als die Blätter resp. ihre Zellen noch nicht, oder nicht mehr gefroren sind. Dies zeigt deutlich das beim ersten Versuch mit *Bellis* (1908, XI. 30 bis XII. 2) erhaltene Resultat. Hier war nach der ersten Bereifung am XII. 1 keine deutliche Häufung im Innern der Palissadenzellen eingetreten. Erst am zweiten Tage war eine solche zu konstatieren, obwohl kein neuer Reif gefallen und die Temperatur nachts nur auf $-3,5^{\circ}$ C gesunken war. Offenbar hatte die am XII. 1 tagsüber erfolgte Erhöhung der Lufttemperatur auf $+1,5^{\circ}$ C, resp. die Absorption der Wärmestrahlen durch die relativ dunkel gefärbten Blätter, zum Auftauen dieser selbst, nicht jedoch zum Schmelzen der Reifschicht genügt, so daß die Chloroplasten ihre thermotaktische Verlagerung ausführen konnten.

Daß beim zweiten Versuch mit *Bellis* vom 18.—20. Januar 1909 dagegen, trotz gleicher Behandlung und gleicher maximaler Lufttemperatur, in den Palissadenzellen der bereiften Blätter eine unregelmäßige Anordnung erfolgte, beruht jedenfalls auf ungleicher Empfindlichkeit der Chloroplasten. Denn wenn auch nach der ersten Bereifung etwa infolge raschen Gefrierens der Blätter die Annahme der Apostrophe nicht möglich war, so hätte diese, wie im

ersten Versuche, bei der tagsüber erfolgten Temperaturerhöhung eintreten sollen. Worauf diese ungleiche Empfindlichkeit der Chloroplasten einseitiger Kältewirkung gegenüber beruht, vermag ich nicht anzugeben; doch kann das Ausbleiben einer Reaktion im Hinblick auf die von allen bisherigen Beobachtern gesammelten Erfahrungen über Reaktionsfähigkeit der Chromatophoren nicht auffallen. (Vgl. SENN 1908, S. 183 ff.)

In den *Arabis*-Blättern dagegen, bei denen die Häufung der Chloroplasten im Grunde der Palissadenzellen schon nach der ersten Frostnacht deutlich zu sehen war, frohr das Blatt offenbar erst relativ spät, nachdem sich der kalte, wohl unterkühlte Tau auf seiner Oberfläche niedergeschlagen oder zu Reif verwandelt hatte. Möglicherweise sind auch die beiden Versuchspflanzen niederen Temperaturen gegenüber etwas verschieden gestimmt.

Zusammenfassung.

Obschon im Zustandekommen der winterlichen Chloroplastenlagerung in den bifacialen Laubblättern nicht alle Einzelheiten klargelegt sind, kann doch die Hauptfrage durch genaue Versuche und Beobachtungen in der Natur dahin beantwortet werden, daß die im Grunde der Palissadenzellen ausdauernder Laubblätter im Winter eintretende Chloroplastenhäufung eine lokale Wirkung des Reifes ist, welche die Chloroplasten, vielleicht auch das halbflüssige Protoplasma, zu einer negativ thermotaktischen Wanderung veranlaßt.

II. Die bei der Zellteilung von *Synedra Ulna* erfolgende Chromatophoren-Verlagerung.

In Material von *Synedra Ulna* Ehrbg., von dem ich behufs Erprobung eines Fixierungs- und Färbungsverfahrens Dauerpräparate hergestellt hatte, fand ich zahlreiche aus Teilungen hervorgegangene Zellen, die im Begriffe waren, ihren Assimilationsapparat zu ergänzen. Zwar haben bereits SCHAARSCHMIDT (1883) und OTT (1900, S. 773 f.) die Teilung und Verlagerung der Chromatophoren bei dieser Diatomee beschrieben und abgebildet. Da ich aber erst nach Abschluß meiner Arbeit über die Gestalts- und Lageveränderung der Chromatophoren (1908) auf diese Publikationen aufmerksam wurde und darum die sich daran anschließenden interessanten Fragen nicht diskutiert habe, sei dies jetzt an Hand meiner eigenen Befunde nachgeholt. Diese bestätigen im wesentlichen die Angaben SCHAARSCHMIDTs (soweit sie mir durch das

Referat im JUSTschen Jahresbericht zugänglich waren), weichen dagegen von OTTs Beschreibung in wesentlichen Punkten ab.

1. Zellteilung und Chromatophoren-Verlagerung.

Synedra Ulna Ehb. besitzt bekanntlich zwei langgestreckte Chromatophoren, welche den Schalenseiten anliegen (Fig. 1)¹⁾. Bei der Kernteilung, welche der Zellteilung vorausgeht, sind an den Chromatophoren keine Veränderungen zu beobachten²⁾.

Erst wenn sich die Tochterkerne je einer Schalenseite angelagert haben und die Scheidewand zwischen den beiden Schwesterzellen angelegt ist, teilen sich die Chromatophoren durch eine in der Mitte auftretende, querverlaufende Einschnürung, ein Vorgang, der sich sowohl bei Gürtel- wie bei Schalenansicht feststellen läßt (Fig. 2 und 3).

Meist tritt die Teilung der Chromatophoren in beiden Tochterzellen nicht gleichzeitig ein, was auch OTT (1900, S. 774) beobachtet hat. Ist sie vollzogen, so bleibt das eine der neu entstandenen Chromatophoren an der alten Schale liegen und wächst allmählich zur normalen Länge aus. Hierbei kann nicht von einer Verlagerung gesprochen werden, da die schon bei der Entstehung des Chromatophors vorhandene Hälfte an Ort und Stelle liegen bleibt (Fig. 4—5).

Der andere aus der Teilung des Mutter-Chromatophors entstandene Farbstoffkörper zieht sich dagegen auf eine Gürtelseite hinüber. Dabei durchquert vorerst nur sein bei der Teilung neu entstandenes Ende die Gürtelseite (und zwar unter einem Winkel von ca. 30°) und wächst längs der neugebildeten Schale dem Zellende zu, bis das Chromatophor die normale Länge erreicht hat. Seine andere Hälfte bleibt vorerst an der Mutterschale liegen,

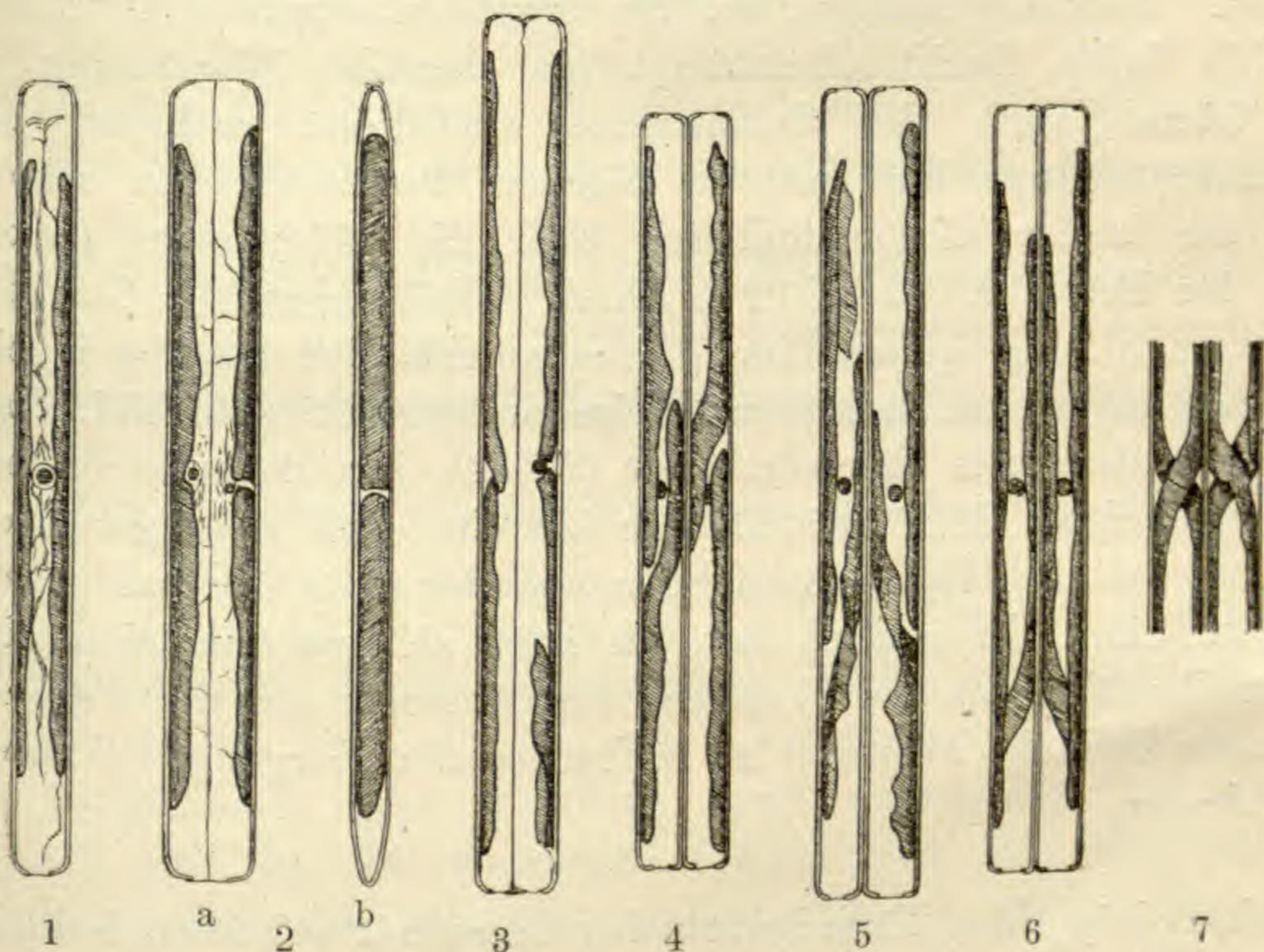
1) Sie liegen nicht den Gürtelseiten an, wie KARSTEN (1899, S. 25) — allerdings nur beiläufig — für die Süßwasser-*Synedren* angibt.

2) SCHAARSCHMIDT (bei JUST 1883, S. 226) gibt zwar an, daß sich die Chromatophoren noch vor der Kernteilung mit ihren Rändern so sehr umbiegen, daß sie schließlich die Gürtelseite beinahe ganz bedecken. Es scheint aber, daß es sich hierbei mehr um eine Verbreiterung als um eine Verlagerung der Chromatophoren handelt, da später (JUST, S. 227) angegeben wird, die eine Hälfte des Mutterchromatophors sei an der von der Mutterzelle herrührenden Schale liegen geblieben. Von einer Verbreiterung oder Verlagerung der Mutter-Chromatophoren habe ich an meinen sehr guten, absolut nicht geschrumpften Dauerpräparaten nie etwas sehen können.

Auch darin weichen meine Beobachtungen von denjenigen SCHAARSCHMIDTS ab, daß die Teilung der Chromatophoren derjenigen des Kerns nicht vorausgeht.

Beiden Differenzen messe ich jedoch keine prinzipielle Bedeutung bei.

wandert dann aber ebenfalls schräg über die Gürtelseite nach der jungen Schale hinüber. Dieses Ende des Chromatophors kommt naturgemäß am spätesten an Ort und Stelle an, da es die Wanderung zuletzt begonnen hat. Man findet deshalb öfters Zellen, die sich schon wieder geteilt haben, bevor sich noch dieser Teil des Chromatophors der neu gebildeten Schale angelagert hat (Fig. 3 und 5). Daß diese unregelmäßige Anordnung der Chromatophoren tatsächlich so zustande gekommen ist, läßt sich leicht konstatieren,



Synedra Ulna Ehb. Teilung und Verlagerung der Chromatophoren. Mit Ausnahme von Fig. 2b alle Zellen in Gürtelansicht. Die verschiedenen Stadien wurden nach verschiedenen Individuen gezeichnet. Figg. 1—6. Vergr. 435. Fig. 7. Vergr. 500.

Fig. 1. Vegetative Zelle. — Fig. 2. Chromatophor der Tochterzelle rechts geteilt; a = Gürtelansicht. b = Schalenansicht. — Fig. 3. Chromatophoren beider Tochterzellen geteilt; links Beginn der Verlagerung; unten rechts ist die Verlagerung noch nicht vollendet, welche nach der vorhergehenden Zellteilung erfolgte. — Fig. 4. Verlagerung zu ca. $\frac{1}{4}$ vollzogen. — Fig. 5. Verlagerung zu ca. $\frac{1}{3}$ vollzogen; oben links ist die Verlagerung noch nicht vollendet, welche nach der vorhergehenden Zellteilung erfolgte. — Fig. 6. Verlagerung zu ca. $\frac{3}{4}$ vollzogen. — Fig. 7. Mittlere Partie zweier Schwesterzellen mit vollendeter Verlagerung; beide Tochterchromatophoren jeder Zelle sind anormalerweise über die Gürtelseite gewandert.

wenn die beiden Tochterzellen, wie dies meist der Fall ist, noch zusammenhängen. Es zeigt sich nämlich, daß die unregelmäßig gelagerten Chromatophoren stets der Hypotheka der ursprüng-

lichen Mutterzelle anliegen, also derjenigen Schale, welche bei der vorhergehenden Teilung neu gebildet worden war.

Von dieser Darstellung der Chromatophoren-Verlagerung, die sich mit SCHAARSCHMIDTs Befunden völlig deckt, weichen OTTs Angaben (1900, S. 774) in wesentlichen Punkten ab. Nach dieser Autorin sollen sich die bei der Teilung des Mutterchromatophors entstandenen Teilstücke auf die Gürtelseite ausbreiten und dann, sich gegeneinander verschiebend, auf die Schalenseiten zurückfließen. Demnach müßten, wie bei *Fragilaria capucina* (OTT, 1900, S. 773), beide Tochterchromatophoren dieselbe Wanderung von der Gürtel- nach der Schalenseite ausführen, während nach SCHAARSCHMIDTs und meinen eigenen Beobachtungen nur das eine der beiden Chromatophoren über die Gürtelseite wandert. Aus der Tatsache, daß OTT in ihren Abbildungen die Chromatophorenanordnung gerade für die entscheidenden Stadien in einer bei ihr ungewohnt unklaren Weise wiedergibt (Taf. III, Fig. 3 und 4), andererseits aber versichert (S. 774), ihre Befunde stimmten mit denjenigen SCHAARSCHMIDTs überein, muß wohl geschlossen werden, daß ihre Beobachtungen an *Synedra* nicht über alle Zweifel erhaben sind. Es scheint fast, als habe sie von den leicht sichtbaren Verhältnissen bei *Fragilaria* aus Analogie auf die wegen der geringen Zellhöhe schwerer zu beobachtenden Vorgänge bei *Synedra* geschlossen.

2. Aktivität oder Passivität der Chromatophoren bei ihrer Verlagerung.

Bei diesen Umlagerungen ist besonders die Tatsache interessant, daß die definitive Lagerung der beiden Chromatophoren auf verschiedene Arten zustande kommt.

Die Ausbreitung des der Mutterschale anliegenden Teilstücks des Mutterchromatophors beruht ohne Zweifel ausschließlich auf Wachstum. Ob dieses nur am Ende des Chromatophors oder auch interkalar stattfindet, kann an den *Synedra*-Chromatophoren wohl kaum entschieden werden, da sie keine natürlichen Marken, wie z. B. Pyrenoide, aufweisen. Wir dürfen aber wohl annehmen, daß das Wachstum in ähnlicher Weise erfolgt, wie in den Spiralbändern von *Spirogyra*, bei denen KOLKWITZ (1899, S. 282) interkalares Wachstum festgestellt hat, das allerdings an den Enden lebhafter ist als in der Mitte. Daß bei der Orientierung solcher wachsender, bandförmiger Chromatophoren besondere richtende Faktoren im Spiele sind, kann sein, ist aber nicht erwiesen, da ja

die Bänder bei allseitig gleichmäßigem Zuwachs notwendig geradeaus wachsen müssen.

Beim andern, nach der neugebildeten Schale hinüberwandernden Tochterchromatophor kommen aber neben der Zuwachsbewegung ohne Zweifel auch richtende, nicht durch das Wachstum bedingte Faktoren zur Geltung. Schon das Abbiegen seines bei der Teilung entstandenen Endes nach der Gürtelseite (Fig. 3) kann nicht allein auf einer Zuwachsbewegung beruhen, ebensowenig wie das nachherige nochmalige Umbiegen auf die neugebildete Schalseite. Das Weiterwandern auf dieser könnte allerdings wieder lediglich auf allseitig gleichmäßigem Wachstum beruhen. Nachdem wir aber für die Wanderung quer über das Gürtelband einen richtenden Faktor haben annehmen müssen, dürfte aber auch bei dem geradlinigen Vorwärtswachsen ein solcher im Spiele sein, auch wenn seine Tätigkeit nur darin bestände, etwaige durch Ungleichheiten im Wachstum entstandene Verschiebungen des Chromatophors zu verhindern.

Sicher gelangt auch die vom Mutterchromatophor übernommene Hälfte des nach der jungen Schale hinüberwandernden Bandes durch aktive Bewegung an ihren Bestimmungsort und wird nicht etwa durch die wachsende Hälfte passiv nachgezogen. Die alte Hälfte liegt nämlich stets noch der alten Schale an, wenn die neugebildete ihre definitive Lage schon fast erreicht hat (Fig. 3 und 5). In einzelnen Fällen habe ich allerdings beobachtet, daß das alte Chromatophorende durch das junge, wachsende ein wenig gegen die Zellmitte nachgezogen wurde. Viel betrug jedoch die Verschiebung nicht, so daß das hintere Ende, an der jungen Schale angelangt, nur wenig wachsen mußte, um in die normale Entfernung vom Zellende zu gelangen. Aber selbst wenn das vordere Chromatophorende das hintere in einzelnen Fällen etwas nachzieht, so kann letzteres das Gürtelband doch nicht etwa auf Grund eines nachträglich eintretenden Wachstums überschreiten, da die Verlagerungsrichtung zur Wachstumsrichtung senkrecht steht. Auch diese Verlagerung erfolgt also offenbar in gleicher Weise, wie die meisten Chromatophoren ihre Wanderungen vollziehen, nämlich durch aktive Beweglichkeit (vgl. SENN 1908 S. 293).

Oder wäre es etwa denkbar, daß das wachsende Ende des Chromatophors, welches an der alten Schale verharret, durch seine Wachstumsenergie die nach der jungen Schale hinüberwandernde Chromatophorenhälfte mechanisch beiseite drängte? Für diese Möglichkeit spricht die Tatsache, daß sein wachsendes Ende wenigstens

anfangs der Abbiegungsstelle des auswandernden Chromatophors stets anliegt (Fig. 3 bis 5). Durch ein solches passives Beiseitegeschobenwerden würde aber das verlagernde Chromatophor nur auf ein Gürtelband, nie jedoch auf die gegenüberliegende Schale gelangen.

Bleibt noch die Möglichkeit, daß das Chromatophor durch das Protoplasma passiv nach der jungen Schale transportiert würde. In diesem Falle müßte man aber annehmen, daß das Chromatophor seine Wanderung auf seiner ganzen Länge ungefähr gleichzeitig begänne. Davon ist aber keine Rede. Vielmehr zieht sich das Band wie eine Schlange unter zwei scharfen Biegungen schräg über die Gürtelseite hinüber.

Wir kommen also zum Schluß, daß auch hier, wie bei den meisten anderen Verlagerungen, die Chromatophoren ihre Wanderungen durch aktive Beweglichkeit vollziehen. Im Gegensatz zu den anderen Fällen aktiver Verlagerung ist aber diejenige der *Synedra*-Chromatophoren mit Wachstum verbunden, wobei das nicht wachsende, rückwärtige Stück vorerst unbeweglich liegen bleibt, wenn das vordere seine Wanderung bereits begonnen hat.

3. Reizqualität.

Endlich muß die Frage aufgeworfen werden, was denn die aktiv wandernden Chromatophoren von *Synedra* veranlasse, sich jeweilen den Schalenseiten anzulagern, also welcher Art der taktische Reiz sei, auf den die Chromatophoren mit Verlagerung reagieren.

Daß die Gürtelseite den Chromatophoren sehr wohl Aufenthalt gewähren kann, zeigen die mit einer echten Raphe versehene Diatomeen, bei denen die Schalenseite, resp. die Raphe freigelassen, dagegen die Gürtelseite von den Chromatophoren besetzt ist. Ich habe diese Eigentümlichkeit, die schon KARSTEN (1899, S. 77) hervorgehoben hat, auf die Umlagerungen und Bewegungen des Protoplasmas zurückgeführt (SENN, 1908 S. 211), welche sich wahrscheinlich in der Raphe und ihrer Umgebung vollziehen. Daß bei *Synedra Ulna*, der eine echte Raphe und deshalb auch aktive Beweglichkeit fehlt (vgl. KARSTEN 1899, S. 151), die Schalenseiten besetzt sind, ist darum wohl begreiflich, nicht aber daß bei dieser Art die Gürtelseite so streng gemieden wird, während gerade sie bei anderen Diatomeen die Chromatophoren trägt.

Bewegungen und Neubildungen im Protoplasma sind es jedenfalls nicht, die die *Synedra*-Chromatophoren vom Gürtelband vertreiben, wie dies bei der Teilung von *Pleurosigma*, *Pinnularia* oder

Navicula der Fall ist, da bei *Synedra* eine neue Zellteilung gewöhnlich erst nach Vollzug der Chromatophorenverlagerung erfolgt. Und gerade die auf S. (21) erwähnten, allerdings selteneren Fälle, in denen die Zellteilung noch vor Beendigung der Chromatophorenverlagerung erfolgt, zeigen, daß die Umlagerungen des Protoplasmas, welche der Zellteilung vorausgehen und damit verbunden sind, die Chromatophoren von *Synedra* nicht zu beschleunigter Wanderung veranlassen. Immerhin zeigen diese Fälle, daß die Lagerung der Chromatophoren auf der Schalseite insofern vorteilhaft ist, als sie eine rasche Folge der Zellteilungen ermöglicht, weil letzteren keine Verlagerung der Chromatophoren vorausgehen muß, wie bei *Navicula* usw., wo die Chromatophoren auf der Gürtelseite liegen. Selbstverständlich kommen wir aber durch eine teleologische Erklärung der Ursache dieser Einrichtung keinen Schritt näher.

Ebensowenig befriedigend fällt der Versuch aus, die Wanderung des einen der beiden Tochterchromatophoren auf eine Anziehung durch die neuentstandene Schale zurückzuführen. Wodurch diese die Chromatophoren anziehen sollte, ist schwer zu sagen.

Viel plausibler ist dagegen die Annahme, daß sich die beiden Chromatophoren gegenseitig abstoßen, da jedes weitmöglichst vom andern entfernt die Zufuhr von Licht und Nährsalzen am besten ausnützen kann. Aber auch diese an und für sich einleuchtende Annahme gibt, wie die zuletzt erwähnte, keine Antwort auf die Frage, weshalb gewöhnlich nur das eine Chromatophor auswandert, das andere dagegen an Ort und Stelle liegen bleibt. Denn wenn wir annehmen, daß die Regeneration der Chromatophorenhälften, wie beim Wachstum der Chlorophyllbänder von *Spirogyra*, durch interkalares, aber an der Spitze besonders lebhaftes Wachstum erzielt wird, so folgt zwar daraus, daß die eine Hälfte des Mutterchromatophors vorwiegend aus neugebildeten, jüngeren Teilen, die andere aus älteren Teilen besteht. Da aber beide Hälften noch wachstumsfähig sind, wäre es gewagt, der jüngeren eine größere Empfindlichkeit (wohl chemotaktischer Natur) zuzuschreiben als der älteren.

Gegen einen solchen Unterschied in der Reaktionsfähigkeit der beiden Tochterchromatophoren, der auf ihrem Altersunterschied beruhte, spricht auch die Tatsache, daß ausnahmsweise beide neugebildeten Chromatophorenden nach der neuen Schale ausbiegen, wie ich dies allerdings nur einmal und zwar an anderem Material beobachtet habe (Fig. 7). Beruhte der Unterschied in der Wanderungsfähigkeit auf Verschiedenheiten im Alter, so wären solche Ausnahmen schwer zu erklären.

Es bleibt somit nichts anderes übrig, als das verschiedene Verhalten der beiden Tochterchromatophoren auf eine durch die Zelle vollzogene Regulation, d. h. auf uns völlig unbekannte Faktoren der Zellorganisation zurückzuführen.

4. Allgemeine Betrachtungen.

Trotz der genannten Lücke unserer Kenntnisse verdient diese Art von Chromatophoren-Verlagerung unser Interesse, weil sie von allen übrigen bisher bekannten Lageveränderungen abweicht. Sie unterscheidet sich auch von denjenigen bei Zellteilung und Auxosporenbildung der Diatomeen beobachteten Fällen, die ich (1908, S. 210 f.) aus der Literatur zusammengestellt habe. Dort wandert immer das Chromatophor als Ganzes in seine neue Lage, während bei *Synedra* das eine Ende die Wanderung vollzieht, während das andere ruhig an Ort und Stelle liegen bleibt, und dieses wiederum wandert, wenn das erstgenannte seine definitive Lage bereits erreicht hat. Es ist also eine successive, mit Wachstum verbundene Verlagerung der einzelnen Chromatophor-Partien, wie sie in ähnlicher, wenn auch nicht so auffallender Weise auch bei *Fragilaria*, *Navicula* und *Pleurosigma* (OTT 1900, S. 773, 777, 781) vorkommt.

Diese mit Wachstum verbundenen Chromatophoren-Wanderungen bilden den Übergang zu dem von KOLKWITZ (1899, S. 282) für *Spirogyra* beschriebenen Chloroplasten-Wachstum, bei welchem das eine Ende infolge der Einlagerung neuer Teile allmählich vorgeschoben wird, während der ganze rückwärtige Teil des Chromatophors seine Lage beibehält. Hier scheint aber das Vorrücken des wachsenden Endes, gerade wie bei dem der alten Schale anliegenden Chromatophor von *Synedra* und demjenigen von *Cymatopleura* und *Surirella* (OTT 1900, S. 790 f.), ausschließlich oder doch vorwiegend auf Wachstum zu beruhen; eine völlige Ortsveränderung tritt in den letztgenannten Fällen nicht ein. Aus diesem Grunde habe ich die Zuwachsbewegungen der *Spirogyra*-Bänder in meiner Chromatophoren-Arbeit nicht berücksichtigt. Durch die bei *Synedra* vorliegenden Verhältnisse ist nun aber, wenn auch kein Übergang, so doch ein Ineinandergreifen der an und für sich unabhängigen Vorgänge der Zuwachsbewegung und der eigentlichen Verlagerung festgestellt worden.

Zusammenfassung.

Die schon von SCHAARSCHMIDT (1883) beobachtete, mit Wachstum verbundene Wanderung eines der beiden in jungen Zellen durch Teilung entstandenen Chromatophoren von *Synedra*

Ulna bildet, wie die bei *Fragilaria*, *Navicula* und *Pleurosigma* beobachteten Umlagerungen, einen Spezialfall der Chromatophorenverlagerung. Die Wanderung des neu gebildeten Chromatophorendes von der alten Schale quer über das Gürtelband nach der neugebildeten Schale erfolgt, wie bei den übrigen Verlagerungen, offenbar durch aktive Wanderung. Im Gegensatz zu den anderen Verlagerungen vollziehen jedoch nicht alle Teile des Chromatophors diese Wanderung gleichzeitig, sondern successiv unter gleichzeitigem Längenwachstum.

Wenn es auch wahrscheinlich ist, daß die beiden Chromatophoren, dank den vermutlich auch ihnen zukommenden taktischen Fähigkeiten, behufs Erreichung möglichst intensiver Licht- und Nährstoffzufuhr sich voneinander möglichst zu entfernen bestrebt sind, so muß die Tatsache, daß bei *Synedra* stets nur das eine Tochterchromatophor die alte Schale verläßt, das andere jedoch daran liegen bleibt, vorläufig wenigstens auf eine in ihrer Wirkungsweise durchaus unbekannte Regulation durch die Zelle selbst zurückgeführt werden.

Literaturverzeichnis.

1876. HABERLANDT, G. Über den Einfluß des Frostes auf die Chlorophyllkörner. Österr. Botan. Ztschr. Jahrg. 26, S. 249 ff.
1899. KARSTEN, G. Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen. Kiel, Bd. 4.
1908. KNOLL, F. Über netzartige Protoplasmadifferenzierungen und Chloroplastenbewegung. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Klasse. Bd. 117, Abt. I, S. 1227 ff.
1899. KOLKWITZ, R. Die Wachstumsgeschichte der Chlorophyllbänder von *Spirogyra*. Festschrift für SCHWENDENER, S. 271 ff. Berlin, Gebr. Bornträger.
1874. KRAUS, G. Die winterliche Färbung grüner Pflanzenteile. Botanische Zeitung, Jahrg. 32, S. 406 ff.
1909. LINSBAUER, K., und ABRANOWICZ, E. Untersuchungen über die Chloroplastenbewegungen. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Klasse. Bd. 118, Abt. I, S. 137 ff.
1900. OTT, E. Untersuchungen über den Chromatophorenbau der Süßwasserdiatomeen usw. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Mathem.-naturw. Klasse. Bd. 109, Abt. I, S. 769 ff.
1883. SCHAARSCHMIDT, J. Beiträge zur näheren Kenntnis der Teilung von *Synedra Ulna* (Nitzsch) Ehrenb. Magyar növénytani Lapok, Klausenburg, VII. Jahrg., S. 49—58, mit 1 Tafel (ungarisch) war mir nur im Referat in JUSTS Jahresbericht 1883 I, S. 226 f. zugänglich.
1908. SENN, G. Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren. Leipzig. Wilhelm Engelmann.
1909. — Referat über die Arbeit von LINSBAUER und ABRANOWICZ 1909 Zeitschrift für Botanik, Jahrg. 1, S. 592 ff.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Senn Gustav

Artikel/Article: [Weitere Untersuchungen über die Gestalts- und Lageveränderung der Chromatophoren. 1012-1027](#)