

## Die Chromatophoren-Verlagerung in den Palissadenzellen mariner Rotalgen und grüner Laubblätter.

Von  
G. Senn.

---

Am Schlusse meiner Ausführungen über die Anordnung der Chromatophoren im Palissadengewebe der Laubblätter und der Lebermoos-Thalli sprach ich die Vermutung aus (Senn 1908, S. 115), dass man in den palissadenartigen Assimilationszellen der histologisch hoch differenzierten *Rhodophyceen* und *Phaeophyceen* vermutlich die gleiche Chromatophoren-Anordnung und Verlagerung antreffen werde, wie im Palissadenparenchym der Laubblätter.

Im Frühling 1914 hatte ich in der zoologischen Station Neapel Gelegenheit, über diese Frage einige Versuche anzustellen. Diese beschränken sich auf die beiden *Rhodophyceen*: *Peyssonnelia Squamaria* (Gmel.) Decne und *Platoma cyclocolpa* Schmitz, da nur bei ihnen unter allen von mir beobachteten Meeresalgen mit Palissaden-Parenchym die Chromatophoren auf photische Reize relativ prompt reagierten. Die an diesen beiden Objekten gewonnenen Resultate regten mich zu weiteren Versuchen mit Laubblättern an.

Ich möchte nicht unterlassen, auch an dieser Stelle dem hohen Schweizerischen Bundesrate für die Überlassung des schweizerischen Arbeitsplatzes an der zoologischen Station Neapel im März und April 1914 meinen besten Dank auszusprechen.

### 1. Die Anordnung und Verlagerung der Chromatophoren mariner Rotalgen.

#### a) *Peyssonnelia Squamaria*.

Die typischsten Palissadenzellen weist *Peyssonnelia* auf, welche in Form dorsiventraler gelappter Thalli auf felsigem Meeresgrunde gedeiht und ihre Ränder horizontal wie kleine Schutzdächer frei ins Wasser hinausstreckt. An radialen, zum Thallusrand senkrecht gerichteten Querschnitten (Fig. 1) erkennt man in der Nähe der Thallus-

unterseite einen radial verlaufenden Faden von basal etwas erweiterten Zellen. Von ihnen zweigt nach unten je eine Zelle ab, die oft ein einzellreihiges Rhizoid trägt (Fig. 1 rechts). Nach oben gehen von jeder Achsenfadenzelle drei schräg gegen den Thallusrand gerichtete Palissadenzellreihen ab, die alle drei aus einer Zelle der axilen Reihe hervorgegangen sind. *Nägeli* (1847, S. 249 f.) bildet nur zwei Palissadenzellreihen ab, führt aber für den von ihm als zweifelhaft betrachteten Fall, dass auch drei Reihen vorkommen, die dritte Reihe richtiger Weise auf eine nochmalige Längsteilung der vorderen Astzelle zurück. In den meisten meiner Präparate standen auf einer Achsenfadenzelle drei Palissaden-Zellreihen. In einigen fanden sich den Angaben *Nägeli's* entsprechend nur zwei Zellreihen. In einem Thallus endlich konstatierte ich eine Verzweigung der dritt-äussersten Zelle einer Reihe (Fig. 1), sodass dort eine Achsenfadenzelle vier Zellreihen resp. Äste trug. Die Zahl derselben ist somit keineswegs fixiert.

Sämtliche Zellen des Thallus schliessen untereinander lückenlos zusammen. Zwischen ihnen befindet sich Membransubstanz oder Gallerte; lufthaltige Interzellularräume fehlen.

Die in den Zellen der untern Thalluspartie enthaltenen roten Chromatophoren sind kurz bandförmig, oft gekrümmt und mit kleinen Zipfeln versehen, wie sie bei vielen *Rhodophyceen* anzutreffen sind. Mit zunehmender Annäherung an die Thallusoberseite runden sich die Rhodoplasten mehr und mehr ab und erscheinen in den äussersten Astzellen als ziemlich grosse Kugeln, die sich von den tiefer liegenden bandförmigen, weinroten Chromatophoren auch durch ihre schmutzig braunrote Farbe unterscheiden.

Die Chromatophoren der Astzellen sind nun in der Weise angeordnet, dass sie an der der Thallusoberseite zugekehrten Querwand jeder Palissadenzelle einen dichten Belag bilden, der an der schrägen Zylinderwand gegen die untere Fugenwand hin allmählich abnimmt. Dabei wird die der Thallusoberseite zugekehrte Seite der schiefen Flanke gegenüber der abwärts gekehrten deutlich bevorzugt (Fig. 1). Die innere resp. untere Querwand ist dagegen von Chromatophoren ganz entblösst. Diese Anordnung erweist sich als eine rein photische, in der alle Chromatophoren bestrebt sind, sich dem der Thallusoberfläche zugekehrten, am meisten Licht erhaltenden Zellende zu nähern. Da mit zunehmender Entfernung von der Thallusoberseite die Lichtintensität infolge der Absorption durch die Zellen noch rascher als nach dem Quadrat der Entfernung abnimmt, ist die Intensitätsabnahme des Lichtes innerhalb einer Zelle trotz deren geringer Länge so beträchtlich, dass die Chromatophoren mit typischer positiver Phototaxis reagieren. Diese einseitige, der Lichtquelle zugewendete

Chromatophoren-Anordnung habe ich (Senn 1908, S. 67) als *Vorderlage* oder *Antistrophe* bezeichnet.

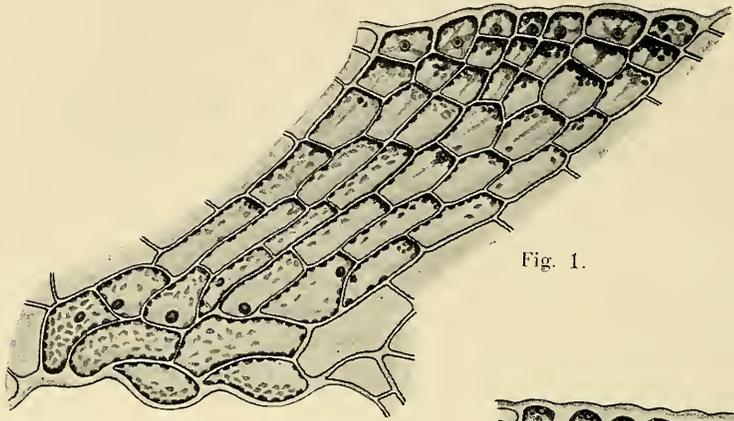


Fig. 1.

Fig. 1 und 2. *Peyssonnelia Squamaria*, radiale Längsschnitte mit je zwei Achsenfadenzellen und dazugehörigen Astsystemen.

Vergr. 400.

Die von jeder Achsenfaden-Zelle ausgehenden drei Zellenreihen sind vom benachbarten Astsystem durch dickere Konturen abgegrenzt. In den übrigen Achsenfaden-Zellen und ihren Abkömmlingen sind keine Inhaltsbestandteile eingezeichnet.

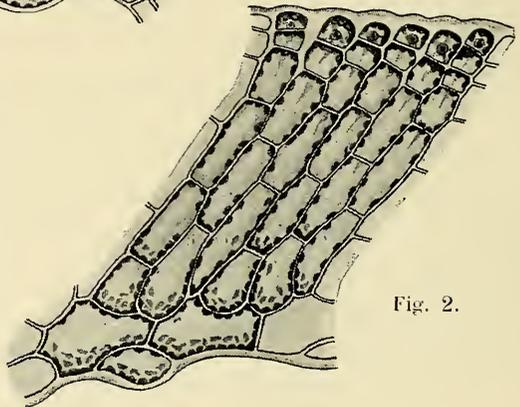


Fig. 2.

Fig. 1. Oberseite des Thallus belichtet. In allen Astzellen Antistrophe der Rhodoplasten nach der Thallusoberseite zu. In den Achsenfaden- und den darunter liegenden Zellen Epistrophe oder Antistrophe nach der Unterseite zu. Die Achsenfaden-Zelle links ist ausnahmsweise in zwei Zellen geteilt. Im Astsystem rechts ist durch weitere Astbildung eine vierte Zellreihe entstanden.

Fig. 2. Unterseite 4 Tage belichtet; in den drei bis vier äusseren Astzellen unveränderte Antistrophe nach der Thallusoberseite zu. In ein bis zwei innern Astzellen, in den Achsenfaden- und unteren Astzellen ist Antistrophe nach der belichteten Thallusunterseite hin eingetreten.

In den Astzellen der Thallus-Unterseite liegen die Rhodoplasten der an das Meerwasser grenzenden freien Aussenwand an, zeigen also *Epistrophe*. Dasselbe gilt für die kleine freie Stelle der Membran jeder Achsenfadenzelle. Sonst sind in letzteren die Chromatophoren nicht einmal bei einem Individuum überall gleich gelagert. Diese Zellen erhalten eben infolge der starken Absorption durch den Thallus nur sehr

schwaches Oberlicht, welches dem vom Meeresgrunde und vom Wasser nach oben reflektierten diffusen Licht an Stärke ungefähr gleich kommen dürfte. Es hat darum den Anschein, als ob sich in den Achsenfadenzellen alle auf die Chromatophoren wirkenden photo- und chemotaktischen Reize gegenseitig ungefähr die Wage halten, sodass je nach den Schwankungen in der Intensität dieser Reize bald Antistrophe (nach der Ober- oder Unterseite des Thallus hin) bald Peristrophe zustande kommt.

Die in den Astzellen der Thallusoberseite herrschende Antistrophe nach oben hin bleibt aber nicht unter allen Umständen erhalten. Bringt man den *Peyssonnelia*-Thallus in *inverser Lage* unter einen schwarzen Zylinder, der nur senkrecht einfallendes Licht auf die Unterseite des Thallus gelangen lässt, so wandern die bandförmigen Chromatophoren der unteren Thalluspartie in die nunmehr dem Lichte zugekehrten morphologisch unteren Enden der Palissadenzellen, sodass sie der von entgegengesetzter Seite wirkenden Lichtquelle gegenüber wiederum Antistrophe einnehmen (Fig. 2). Die kugeligen Rhodoplasten der zwei bis drei äussersten Astzellen verharren jedoch in ihrer ursprünglichen Antistrophe. Da sie sogar bei direkter Besonnung keine Verlagerung ausführen, ist anzunehmen, dass sie einer solchen unfähig sind oder dass sie den Lichtreiz gar nicht perzipieren. Im Hinblick auf meine früheren Resultate (*Senn* 1908, S. 184), nach welchen Chromatophoren meristematischer und jugendlicher Zellen keine photischen Verlagerungen ausführen, ist diese Bewegungslosigkeit nichts auffallendes; handelt es sich doch auch hier um Chromatophoren teilungsfähiger Scheitelzellen und ihrer direkten Nachkommen, also von Zellen, welche sich noch im meristematischen Zustand befinden.

#### b) *Platoma cyclocolpa*.

Die gleiche Lagerung ähnlich gestalteter Chromatophoren beobachtet man bei *Platoma cyclocolpa* Schmitz, einer *Nemastomacee*, deren flacher weichknorpeliger Thallus mit einer zentralen Haftscheibe dem Boden aufsitzt und mit seinen Ästen eine einfache Rosette oder einen flachen, durchbrochenen Kelch bildet. Der anatomische Bau dieser Alge zeigt den sogenannten Springbrunnen-Typus, also eine grössere Anzahl parallel verlaufender zentraler Längsfäden, welche nach der Peripherie radiale Äste entsenden. Ihre reichlichen Verzweigungen lagern sich dicht nebeneinander und bilden mit ihren bis zweimal so langen als dicken und zur Thallusoberfläche senkrecht orientierten Zellen ein Palissadenparenchym, das wie bei *Peyssonnelia*, jedoch im Gegensatz zu demjenigen der Laubblätter,

nach aussen nicht von einer Epidermis, sondern von den Scheitelzellen der letzten Verzweigungen abgegrenzt ist (Fig. 3).

Die Wuchsform des Thallus erzeugt eine gewisse Dorsiventralität, die sich makroskopisch in der tiefer roten Färbung der Thallusoberseite äussert. Dies beruht darauf, dass die dem Lichte zugekehrte Thallusoberseite grössere Chromatophoren aufweist als die Unterseite. Ferner bestehen die letzten Ver-

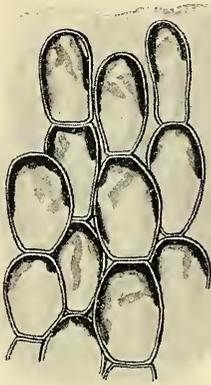


Fig. 3.

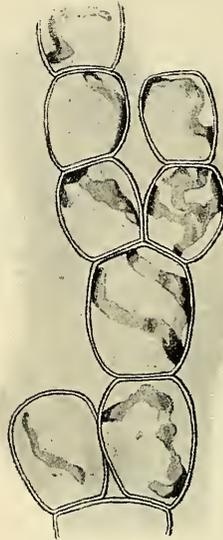


Fig. 4.



Fig. 5.

Fig. 3, 4 und 5. *Platoma cyclocolpa* Querschnitte durch Thalluszipfel, Astzellen von der Seite gesehen. Vergr. 1200.

Fig. 3. aus diffusem Licht. Rhodoplasten in Antistrophe an der äusseren Fugenwand. Zellen der Thallusunterseite.

Fig. 4. 2½ Stunden konstant senkrecht von oben besonnt. Rhodoplasten in Parastrophe an der Cylinderwand, direkt besonnte Querwände entblösst. Zellen der Thallusoberseite.

Fig. 5. 4 Tage verdunkelte Zellen der Thallusunterseite. Rhodoplasten auf beiden Fugenwänden in Apostrophe.

zweigungen unter der Thallusoberseite aus relativ kurzen, dick tonnenförmigen Zellen mit einem Verhältnis von Dicke zu Länge, das zwischen 1,3 und 1,5 liegt. (Fig. 4.) Die Zellen der Unterseite dagegen sind viel höher; das Verhältnis ihrer Länge zur Dicke schwankt zwischen 1,75 und 2,28. (Fig. 3 und 5). Man ist deshalb im Stande auch an Querschnitten Ober- und Unterseite zu unterscheiden.

Jede dieser Zellen enthält einen bandförmigen, weinrot gefärbten pyrenoidfreien Chromatophor, der je nach der Gestalt der

Zelle in steileren oder flacheren Schraubenbändern der Membran anliegt.

Im diffusen Licht liegen die Chromatophoren der drei bis vier äussersten Zellen der der Thallusoberseite zugekehrten Querwand an, nehmen somit Antistrophe ein, die sich bei der ungefähren Übereinstimmung in der Lage der Querwände darin äussert, dass (bei Betrachtung des Querschnittes) unter der Thallusoberseite mehrere rote Schichten mit farblosen Streifen abwechseln (Fig. 3). Dasselbe beobachtet man auch in der Thallusunterseite, nur dass dort die Antistrophe entsprechend der geringeren Lichtintensität bloss etwa bis zur drittletzten Zelle jedes Fadenastes reicht. In der Mitte des Thallus liegen die Chromatophoren entsprechend der dort herrschenden schwach diffusen Beleuchtung in relativ steilen Schraubenbändern der Zylinderwand der Zelle an.

Wird nun die Lichtintensität bei konstant senkrechter Strahlenrichtung über die normale Höhe gesteigert, so geben die Chromatophoren der direkt besonnten Seite ihre Antistrophe auf und gehen in Parastrophe an der Zylinderwand der Zelle über (Fig. 4), also gerade wie die Chromatophoren des Palissadenparenchyms eines Laubblattes, das konstant senkrecht zu seiner Oberfläche besonnt worden ist. Bei einer drei bis sechstägigen Verdunkelung wandern die Chromatophoren in Apostrophe, also nach den Fugenwänden, und zwar häufig so, dass ein Ende des langen Chromatophors an der inneren, das andere Ende an der äusseren Querwand liegt (Fig. 5). Im Prinzip also wieder dieselbe Lagerung wie im Palissadenparenchym der Laubblätter.

Wie bei *Peyssonnelia* geben auch bei *Platoma* die Rhodoplasten der endständigen Scheitelzellen bei allen diesen Reizungen ihre Antistrophe nicht auf.

## 2. Die Chromatophoren-Verlagerung der beiden Rotalgen im Vergleich zu derjenigen grüner Laubblätter.

Während im intensiven Licht und in der Dunkelheit die Chromatophoren-Anordnung in den Palissadenzellen von *Peyssonnelia* und *Platoma* mit derjenigen der Laubblatt-Palissaden übereinstimmt, ist sie — entgegen meiner früheren Vermutung — im Licht mittlerer Intensität von dieser wesentlich verschieden.

Im Laubblatt herrscht bei diffuser Beleuchtung Epistrophe an den Seitenwänden (Fig. 7), bei den beiden Rotalgen dagegen Antistrophe im vorderen Ende der Palissadenzellen. Dieser Unterschied

ist jedoch keineswegs prinzipieller Natur, sondern durch die besonderen optischen Verhältnisse bedingt.

Ich habe s. Zt. nachweisen können (Senn 1908, S. 98), dass die Chromatophoren der Palissadenzellen in senkrecht von oben mit parallelen Strahlen belichteten Blättern sich an der vorderen und der hinteren Fugenwand ansammeln; sie nehmen, wie die Chromato-

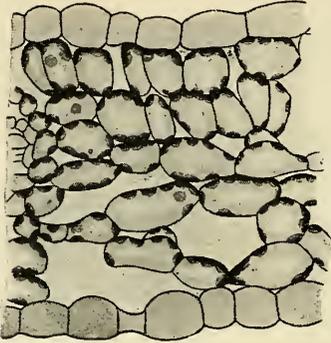


Fig. 6.

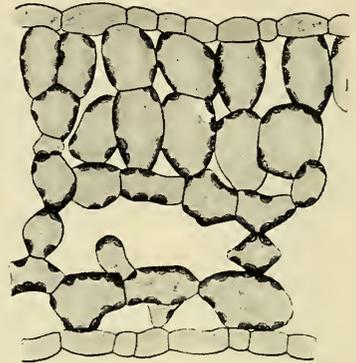


Fig. 7.

Fig. 6, 7 und 8. *Taraxacum officinale*, Blattquerschnitte. Vergr. 400.

Fig. 6. Blatt mit parallelen Strahlen senkrecht von oben belichtet. Interzellularen mit Wasser injiziert. Palissadenparenchym: Diastrophe. Schwammparenchym: Dia- oder Antistrophe.

Fig. 7 und 8. Blattoberseite mit convergenten Strahlen von  $90^\circ$  belichtet.

Fig. 7. Interzellularen luftartig: Palissadenparenchym Epistrophe. Schwammparenchym Diastrophe.

Fig. 8. Interzellularen mit Wasser injiziert: überall Antistrophe.



Fig. 8.

phoren von Moosblättern, *Diastrophe* an (Fig. 6). Noch bei einer Konvergenz der einfallenden Lichtstrahlen von  $50^\circ$  und  $70^\circ$  bleibt diese Anordnung wenigstens teilweise erhalten. Erst bei einer Konvergenz von  $90^\circ$  weisen die beiden Fugenwände kein Chlorophyll mehr auf. Die Zellen zeigen dann die gleiche Chromatophoren-Anordnung wie in der freien Natur, d. h. Epistrophe an der freien Zylinderwand (Fig. 7). Um dieses merkwürdige Verhalten aufzu-

klären, konstruierte ich mit Hilfe der von mir festgestellten Brechungsverhältnisse (zwischen lebendem Protoplasma samt Einschlüssen und wasserhaltiger Zellmembran einerseits, gegenüber Luft und Zellsaft andererseits) den Verlauf der Lichtstrahlen innerhalb der Zellen bei verschiedenen Einfallswinkeln. Zunächst zeigt es sich, dass die zwischen den Palissadenzellen verlaufenden engen Interzellularräume kein oder nur wenig Licht erhalten, da dieses infolge von Totalreflexion gewöhnlich gar nicht in sie hineingelangt. Wenn aber doch einige Strahlen eingedrungen sind, so werden sie von den Palissadenzellen bald aufgenommen und können dann diese nicht mehr verlassen. Das hat zur Folge, dass die Interzellularen dunkel bleiben und dass die Palissadenzellen mit Ausnahme ihres äusseren Endes kein Licht von den Interzellularen her erhalten, sondern nur durch ihre äussere Fugenwand.

Fallen nun Lichtstrahlen senkrecht auf die Blattoberfläche, so werden sie beim Eintritt in die Palissadenzellen so stark gegen die Längsachse der Zelle zugebrochen, dass die Flanken der Zelle kein Licht erhalten, sondern nur die beiden Querwände. Daher die Diastrophe der Chromatophoren (Fig. 6).

Bei einer Konvergenz der Strahlen von  $90^{\circ}$  dagegen (Fig. 9), also einem Einfallswinkel von  $45^{\circ}$ , durchsetzen die Strahlen den Zellsaftraum der Palissadenzellen in schräger Richtung und treffen, nachdem sie durch Plasma, Chromatophoren und Membran gebrochen worden sind, unter Einfallswinkeln, die meist zwischen  $50^{\circ}$  und  $75^{\circ}$  schwanken, auf die Aussenseite der Zellmembran. Sie vermögen aber die Grenze zwischen Membranaussenseite und Interzellular-Luft nicht zu durchsetzen, weil der Einfallswinkel von  $50^{\circ}$ — $75^{\circ}$  schon grösser ist als der Grenzwinkel der Totalreflexion. Diesen ( $\varphi$ ) findet man nach der Formel  $\sin. \varphi = \frac{v}{n}$ , wenn  $n$  der Brechungsindex des stark lichtbrechenden Mediums (Zelle),  $v$  der Brechungsindex des schwach lichtbrechenden Mediums (Luft, Wasser) ist. Da sich der Brechungsindex von wasserhaltiger Zellmembran und lebendem Protoplasma samt Einschlüssen zwischen 1,47 und 1,50 bewegt, gewöhnlich 1,48 beträgt, erhält man den Wert von  $\varphi$  (vergl. *Senn* 1908, S. 371 ff.):

Zelle von Wasser umgeben

$$\varphi = 64\frac{1}{2}^{\circ}$$

Zelle von Luft umgeben

$$\varphi = 42\frac{1}{2}^{\circ}$$

Alle Lichtstrahlen, die aus dem Saftraum einer von Luft umgebenen Zelle auf deren Zylinderwand mit einem Einfallswinkel auftreffen, der grösser ist als  $42\frac{1}{2}^{\circ}$ , kommen nicht mehr aus der Zelle heraus, sondern werden an der Grenze von Zellmembran und Luft ins Zellinnere total reflektiert und so in die tiefer liegenden Blattzellen

geleitet (Fig. 9). Nur diejenigen Strahlen, welche die unterste zur Querwand umbiegende Partie der Zylinderwand treffen, treten in den Interzellularraum aus. Doch ist die Zahl der total reflektierten Strahlen so viel grösser, dass die die Zelle verlassenden Strahlen dagegen nicht in Betracht kommen. Die Folge davon ist, dass die überwiegende Menge des schief eintretenden Lichtes in den Palissadenzellen weitergeleitet und dass das Protoplasma der Zylinderwand gleichmässig optimal belichtet wird.

Unter diesen Umständen werden die Chromatophoren durch keine Unterschiede der Lichtintensität gereizt; sie befinden sich im photischen Gleichgewichtszustand. In diesem veranlassen chemotaktische Reize die Chloroplasten, unter den völlig gleichmässig belichteten Stellen der Zellwand diejenigen zu besetzen, welche an die Luft der Interzellularräume grenzen und daselbst transspirieren. Diese Stellung wird als Freiwandlage oder Epistrophe bezeichnet (Fig. 7).

Im Palissadengewebe der untersuchten Meeresalgen bestehen nun aber ganz andere optische Verhältnisse. Da keine Interzellularen vorhanden sind, können die Lichtstrahlen nicht nur durch die obere Fugenwand, sondern auch durch die Zylinderwand, somit allseitig von aussen her in die Palissadenzelle eindringen. Da ferner die zwischen den einzelnen Zellen etwa vorhandenen Lücken durch Gallerte oder Membransubstanz ausgefüllt sind, deren Lichtbrechung von derjenigen des Plasmas jedenfalls nur wenig verschieden ist, wird der Grenzwinkel der Totalreflexion so gross, dass eine Totalreflexion gar nicht mehr vorkommt. Die in die Palissadenzellen eingedrungenen und vom Zellsaftraum her schief auf die Zylinderwand fallenden Strahlen treten deshalb ebenso leicht, wie sie eingedrungen sind, wieder aus der Zelle aus und in die nächste Nachbarzelle ein. Die dabei erfolgende Absorption der Lichtstrahlen bedingt eine vom Vorder- zum Hinterende jeder Palissadenzelle rasch fortschreitende Abnahme der Lichtintensität (vergl. S. 105 unten), auf welche die Rhodoplasten mit positiver Phototaxis reagieren; daher die ausgesprochene Antistrophe bei *Peyssonnelia* und *Platoma*.

### 3. Die Chromatophoren-Anordnung in injicierten und nicht injicierten Laubblättern.

Obwohl diese Erklärung des Unterschieds in der Chromatophoren-anordnung der Palissadenzellen von Laubblättern und Meeresalgen theoretisch nicht angefochten werden kann, musste sie doch noch experimentell auf ihre Richtigkeit dadurch geprüft werden, dass man in Algenhallus und Laubblatt dieselben Lichtbrechungsverhältnisse

schuf und dann unter den nunmehr gleichen optischen Verhältnissen die Lagerung der Chromatophoren untersuchte. In den *Peyssonnelia*- und *Platoma*-Thallus lufthaltige Interzellularen hineinzubaubern, dürfte kaum möglich sein, dagegen ist es leicht, in die lufthaltigen Interzellularen eines Laubblattes Wasser zu injizieren und dadurch die Lichtbrechungsverhältnisse denen der Meeresalgen annähernd gleich zu gestalten.

#### a) Versuchspflanzen.

Zu meinen Versuchen habe ich Blätter von *Taraxacum officinale*, *Phaseolus vulgaris*, *Amarantus Blitum*, *Rumex Acetosa* und *Urtica dioica* verwendet. Da jedoch *Phaseolus* und *Rumex* unter der Injektion litten, was sich in einer unregelmässigen Häufung der Chromatophoren äusserte, beschränke ich mich auf die Wiedergabe der bei *Taraxacum*, *Urtica* und *Amarantus* erhaltenen Resultate.

Bei *Amarantus* und *Taraxacum* sind die Palissadenzellen ziemlich genau tonnenförmig (Fig. 6) mit gleich grosser innerer und äusserer Fugenwand. Diejenigen von *Urtica* dagegen haben Kegelform und legen sich mit ihrem erweiterten Ende der oberen Blattepidermis an, während sie sich nach ihrem inneren Ende zu allmählich verjüngen.

Wie bei den früheren so hatte ich auch bei diesen Untersuchungen oft mit der Ungunst des Versuchsmaterials zu kämpfen, speziell mit dem grossen Stärkegehalt der Chloroplasten, der sie für Lichtreize wenig empfindlich macht (vergl. *Senn* 1908, S. 198). Ich habe darum die Pflanzen jeweilen 24 Stunden vor einem Versuch in einer kohlenstofffreien Atmosphäre gehalten. Am Schluss des Versuchs, also nach fünf- bis achtstündiger Belichtung in gewöhnlicher kohlenstoffhaltiger Luft, waren die Chloroplasten der injizierten Blätter noch fast völlig stärkefrei, während diejenigen der nicht injizierten Blätter etwas Stärke enthielten. Darauf ist wohl die Tatsache zurückzuführen, dass die Chloroplasten der injizierten Blätter gewöhnlich prompter und allgemeiner reagierten als diejenigen der nicht injizierten.

#### b) Versuchsanordnung.

Injizierte und nicht injizierte Blätter der Versuchspflanzen kamen unter die schon früher verwendeten Lichtschirme, welche konvergentes Licht von bestimmtem Einfallswinkel eintreten lassen (*Senn* 1908, S. 102, Fig. 41). Um die Konvergenz der Lichtstrahlen nicht zu verringern, durfte ich die injizierten Blätter nicht, wie in den früheren Versuchen, unter Wasser halten. Ich liess sie deshalb wie die nicht injizierten in direkter Berührung mit der Luft und verhinderte

durch nass gehaltenes dunkles Filtrierpapier, das ich in einer Entfernung von etwa einem halben Zentimeter hinter der Unterseite der Blätter ausspannte, eine zu starke Verdunstung. Das nasse Filtrierpapier durfte aber der Unterseite der Blätter nicht direkt anliegen, weil sonst die Luft- resp. Sauerstoffzufuhr allzu sehr erschwert wurde, was sich in einer Schädigung der Blätter äusserte. Wie die mikroskopische Untersuchung nach Beendigung des Versuches zeigte, behielten die Blätter unter diesen Umständen ihr Injektionswasser bis zum Schluss. Die exponierten Blattstücke wurden zuletzt in der früher (Senn 1908, S. 103) beschriebenen Weise herausgeschnitten, fixiert, eingebettet und geschnitten.

### c) Versuchsergebnisse.

Das Resultat der Versuche besteht darin, dass bei Konvergenzen von  $50^{\circ}$  und  $70^{\circ}$ , wie im parallelen Licht, die Chromatophoren der Palissadenzellen von *Taraxacum* Diastrophe annahmen, d. h. sich an den Querwänden der Palissadenzellen ansammelten, also an der der Epidermis anliegenden und der ihr gegenüberliegenden Wand (Fig. 6). Bei der Konvergenz von  $70^{\circ}$  war die von Chloroplasten entblösste Partie der Zylinderwand der Palissadenzellen bei *Taraxacum* und *Amarantus* schon bedeutend schmaler als in parallelem Licht und bei der Konvergenz von  $50^{\circ}$ . Bei den *Urtica*-Blättern mit ihren nach innen stark verjüngten Palissadenzellen war bei der Konvergenz von  $70^{\circ}$  schon *Epistrophe* resp. *Peristrophe* eingetreten (vergl. Senn 1908, S. 105, Tabelle). Ein scharfer Unterschied in der Chloroplasten-Anordnung injizierter und nicht injizierter Blätter war jedoch auch bei der Konvergenz von  $70^{\circ}$  nicht festzustellen.

Bei einer Konvergenz von  $90^{\circ}$  zeigen die Palissadenzellen der nicht injizierten Blätter wie in der freien Natur Epistrophe (Fig. 7, 9), die Schwammparenchym-Zellen dagegen Diastrophe, während in den injizierten Blättern die innere Querwand der Palissadenzellen häufig entblösst, die Tonnenwand und die äussere Querwand dagegen dicht besetzt sind (Fig. 8). In der zweit- und drittobersten Schicht der *Taraxacum*-Palissaden, sowie im Schwammparenchym von *Taraxacum*, *Amarantus* und *Urtica* war an der oberen Zellwand ganz allgemein Antistrophe eingetreten (vergl. Senn 1908, S. 89).

Wird die Konvergenz der auf die Blattoberseite fallenden Lichtstrahlen über  $90^{\circ}$  hinaus gesteigert, so tritt in den Palissadenzellen der injizierten Blätter die Antistrophe noch deutlicher hervor. So erhielt ich bei einer Konvergenz der Lichtstrahlen von  $100^{\circ}$  in injizierten Blättern von *Taraxacum* und *Urtica* in mehreren Versuchen fast allgemeine Antistrophe, in den nicht injizierten dagegen Epi- oder Peristrophe.

Bei einer Konvergenz von  $110^{\circ}$  war auch in den nicht injizierten Blättern neben der Epistrophe die Antistrophe recht häufig; in den injizierten Blättern bildete sie die Regel.

Bei der Konvergenz von  $120^{\circ}$  endlich konnte in der Chromatophoren-Anordnung der injizierten und nicht injizierten Blätter weder im Palissaden- noch im Schwammparenchym ein Unterschied festgestellt werden, was nach meinen früheren Beobachtungen (*Senn* 1908, S. 105 f.) zu erwarten war.

Meine auf Seite 110 geäußerte Vermutung, dass der Unterschied der Chromatophoren-Anordnung in den Palissadenzellen der Meeresalgen und der Laubblätter nur auf den Unterschieden der optischen Verhältnisse beruhe, wurde somit durch die Versuche als richtig erwiesen.

Die *Konstruktion des Strahlenganges*, welche mit Hilfe der von mir ermittelten Brechungsindices (*Senn* 1908, S. 365, 374) ausgeführt werden kann, bestätigt die Richtigkeit meiner Auffassung. Würden die unter  $45^{\circ}$  auf die Blattoberfläche einfallenden Strahlen ungebrochen bis auf die Flanken der Palissadenzellen gelangen, so würden sie da, wo die Flanken zur Blattoberfläche senkrecht verlaufen, wieder einen Einfallswinkel von  $45^{\circ}$  bilden. Infolge der Brechung und Ablenkung der Strahlen durch die Epidermiszellen werden jedoch die Einfallswinkel an den Zellflanken vergrößert. In Fig. 9 betragen sie

auf der einen Flanke  $64, 53, 54^{\circ}$ ,  
auf der andern Flanke  $73, 56, 38^{\circ}$ .

Die hohen Werte ( $64$  und  $73^{\circ}$ ) finden sich in den abgerundeten Zellenden nächst den Epidermiszellen, die niederen Werte in der Nähe des inneren Endes der Palissadenzellen. Dies hat jedoch für die uns hier beschäftigende Frage keine Bedeutung, da beide Zellenden auch durch weniger schief einfallende Strahlen beleuchtet werden.

Dagegen betragen die Einfallswinkel an den ausschliesslich von stark konvergenten Strahlen beleuchteten, zur Blattoberfläche annähernd senkrecht stehenden Zellflanken  $53-56^{\circ}$ . Bei niedrigeren und etwas stärker vorgewölbten Epidermiszellen habe ich bei der Konstruktion etwas kleinere Werte,  $50-53^{\circ}$ , erhalten.

In folgender Tabelle sind alle Einfallswinkel zusammengestellt, welche die aus dem Zellsaftraum kommenden Strahlen mit der Grenzfläche zwischen Membran und Interzellularraum der Palissadenzellen von *Taraxacum* in meinen Konstruktionen bilden, und zwar bei verschiedener Konvergenz der auf die Blattfläche einfallenden Strahlen. Durch zwei vertikale Linien werden die Werte des Grenzwinkels der Totalreflexion für die an Luft ( $42\frac{1}{2}^{\circ}$ ) und für die an Wasser ( $64\frac{1}{2}^{\circ}$ ) grenzenden Zellen angegeben.

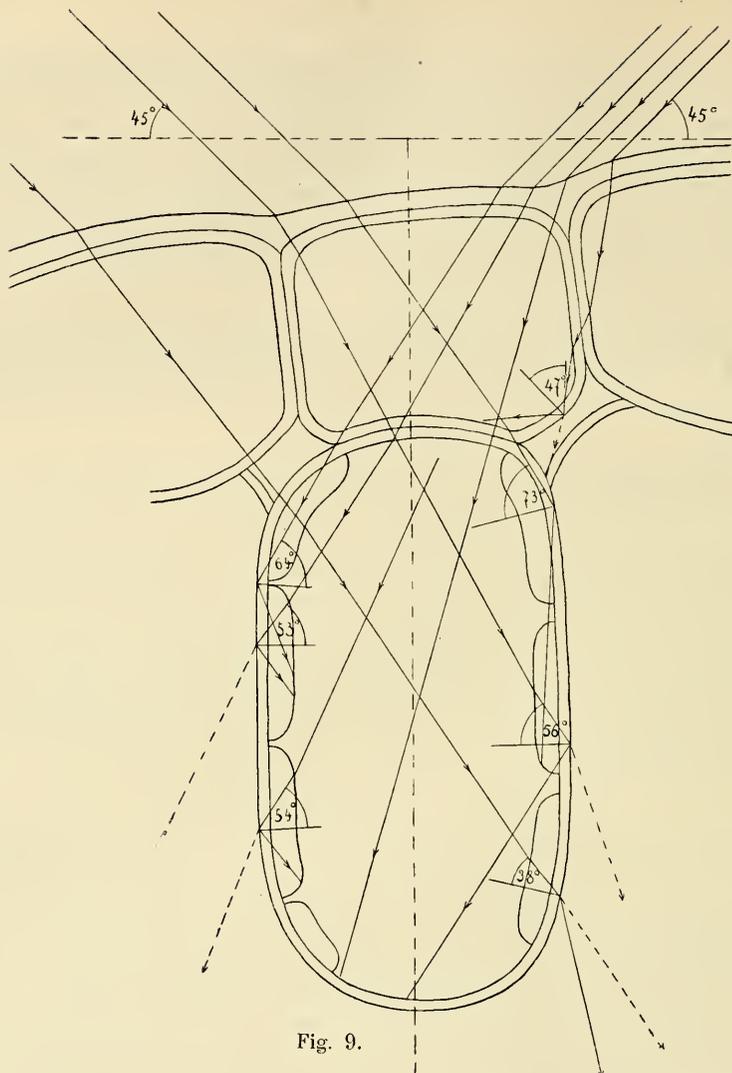


Fig. 9.

Fig. 9. *Taraxacum officinale*. Epidermis und äusserste Palissadenzelle. Gang der Lichtstrahlen, welche mit einer Convergenz von  $90^\circ$  auf die Blattoberseite einfallen. Vergr. 2500.

Die ausgezogenen mit Pfeilen versehenen Linien stellen den Gang der Lichtstrahlen dar. Nach ihrem Auftreffen auf die Aussenfläche der Palissadenzelle ist ihr Verlauf bei Luftgehalt der Interzellularen ganz ausgezogen, bei Wassergehalt dagegen nur punktiert.

Die einfallenden Strahlen bilden mit der Längsachse der Palissadenzelle Winkel von  $45^\circ$ . Im vorliegenden Falle liegt die Blattoberfläche zu dieser Längsachse nicht senkrecht, sondern um  $7^\circ$  geneigt. Prinzipiell ist dies jedoch für den Strahlengang nicht von Bedeutung.

An den Flanken der Palissadenzelle sind die optischen Längsschnitte der Chloroplasten eingezeichnet.

Convergenz	42 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>				64 <sup>1</sup> / <sub>2</sub>	
90°	38		50 52 53 54 56	63 64		73 75
100°	40		48	55		
110°	37 38		47 48			
120°	40 42		47	50		

Die mit Einfallswinkeln unter  $42\frac{1}{2}^{\circ}$  auf die Zylinderwand der Palissadenzellen einfallenden Strahlen treten in wasser- und luft-haltige Interzellularen ein. Die mit Einfallswinkeln von  $42\frac{1}{2}^{\circ}$  bis  $64\frac{1}{2}^{\circ}$  einfallenden Strahlen treten in wasserhaltige, jedoch nicht in lufthaltige Interzellularräume ein. Bei Einfallswinkeln über  $64\frac{1}{2}^{\circ}$  werden die Strahlen auch an wasserhaltigen Interzellularen innerhalb der Palissadenzelle total reflektiert.

Die mit einer *Konvergenz von 90°* auf die Blattoberfläche einfallenden Strahlen bilden innerhalb der Palissadenzellen auf der Grenze zwischen Membranaussenseite und Interzellularen mit dem Lote Winkel, die mit wenigen Ausnahmen grösser sind als  $42\frac{1}{2}^{\circ}$ , als der Grenzwinkel der Totalreflexion. Sie können deshalb nicht in die Interzellularräume hinaustreten, sondern werden innerhalb des plasmatischen Wandbelegs weitergeleitet oder nach der gegenüberliegenden Seite der Zylinderwand reflektiert (Fig. 9). Infolgedessen wird der ganze plasmatische Wandbeleg der Palissadenzellen ungefähr gleich stark belichtet.

Sind aber die Interzellularen mit Wasser injiziert, so können, da nun der Grenzwinkel der Totalreflexion  $64\frac{1}{2}^{\circ}$  beträgt, die Strahlen mit Einfallswinkeln von 50, 52, 53, 54, 56, 63 und  $64^{\circ}$  in die Interzellularen hinaus und in eine benachbarte Palissadenzelle hineintreten. Diese erhalten nun also das Licht nicht nur durch die äussere Querwand, sondern (wie die Palissadenzellen der Meeresalgen) auch durch die Zylinderwand hindurch aus Nachbarzellen und Interzellularräumen. Dadurch entstehen innerhalb der Palissadenzelle injizierter Laubblätter wie in denjenigen der Meeresalgen Unterschiede der Lichtintensität: die vordere Querwand ist nunmehr am stärksten, die hintere am schwächsten belichtet, auf der Zylinderwand nimmt die Lichtintensität mit zunehmender Annäherung an die hintere Querwand ab. Nur wenige am äussersten Ende der Zylinderwand eintretende Strahlen werden bei einem Einfallswinkel von  $75^{\circ}$  auf die Zylinderwand innerhalb der Zelle reflektiert. Bei der bedeutenden Grösse des Reflexionswinkels tritt jedoch dieser Strahl nicht mehr aus dem Plasma in den Zellsaftraum hinein; er erfährt im plasmatischen Wandbeleg eine starke Absorption und ist nicht imstande, der inneren Hälfte der Zylinderwand genügend Licht zuzu-

führen. Die Lichtverteilung innerhalb der Palissadenzellen injizierter Blätter von *Taraxacum*, *Urtica* und *Amarantus* ist somit im Prinzip dieselbe, wie in den Thalli von *Peyssonmelia* und *Platoma*. Dementsprechend nehmen die Chromatophoren hier wie dort *Antistrophe* an.

Die mit einer *Konvergenz von 100°* auf das Blatt fallenden Lichtstrahlen bilden auf der Zylinderwand der Palissadenzellen Einfallswinkel von 40 bis 55°. Ein kleiner Teil der Strahlen mit Einfallswinkeln von 40 bis 42½° kann sogar in nicht injizierte Interzellularen austreten, die andern nur in injizierte.

Bei einer *Konvergenz von 110 und 120°* werden die Einfallswinkel auf der Zylinderwand noch kleiner, sodass schon ein grosser Teil der Strahlen in die nicht injizierten Interzellularen hinaustreten kann, wie ich dies wenigstens für die Konvergenz von 120° schon in meiner ersten Arbeit gezeigt habe (Senn 1908, S. 106, Taf. 7; Fig. 3). Bei so starker Konvergenz besteht somit kein Unterschied mehr zwischen den Beleuchtungsverhältnissen injizierter und nicht injizierter Blätter, daher die Übereinstimmung in der Lagerung der Chromatophoren.

Die Einfallswinkel des die Blattoberseite treffenden Lichts, bei denen je nach Wasser- oder Luftgehalt der Interzellularen die Lichtstrahlen seitlich aus den Palissadenzellen austreten oder nicht, liegen somit zwischen Konvergenzen von 90—110°. Unter 90° treten die Lichtstrahlen auch in *wasserhaltige* Interzellularen nicht ein. Zwischen 90° und 110° gelangen die Lichtstrahlen nur bei Injektion in die Interzellularen. Von der Konvergenz von 110° an beginnen die Lichtstrahlen auch in die lufthaltigen Interzellularen einzutreten.

Bei allen diesen Versuchen mit starker Konvergenz der Strahlen trat in den *Taraxacum*-Blättern die *Antistrophe* in der zweit- und drittobersten Palissadenschicht allgemeiner ein als in der obersten. Diese Erscheinung ist jedenfalls darauf zurückzuführen, dass sich in den obersten, gerade unter der Epidermis liegenden Palissadenzellen die Abstufungen der Lichtintensität wegen der noch schwachen Absorption weniger geltend machen, als in den Zellen der zweiten und dritten Schicht, welche ihr Licht, statt ausschliesslich aus den genau über ihnen liegenden Zellen, nun auch aus den neben und schräg vor ihnen befindlichen Interzellularen und Nachbarzellen erhalten. Dabei werden die Strahlen stark zerstreut und büssen bei ihrem weiteren Vordringen in das Gewebe ihre Intensität rascher ein, als bei ihrem Durchtritt durch die farblose Epidermis.

Die Unterschiede der Chloroplastenanordnung können übrigens nur in denjenigen Parteen der Blattquerschnitte deutlich beobachtet werden, welche während des Versuches zur mittleren Einfallsrichtung der Lichtstrahlen genau senkrecht gelegen haben. Bei den fast

ebenen Endabschnitten der *Taraxacum*-Blätter war das fast allgemein der Fall, während bei den stark unebenen *Urtica*-Blättern nur kleine Parteien den Anforderungen des Versuchs entsprachen. Welches diese waren, ergab die Anordnung der Chloroplasten selbst, indem diese nur in den zum Lichteinfall senkrecht liegenden Stellen zur Längsachse der Zelle symmetrisch angeordnet waren, während sie in den schief liegenden Blattparteien auch eine schiefe Lagerung aufwiesen.

Aber auch die weit verbreitete Vorwölbung der Aussenwand der Epidermiszellen beeinflusst bis zu einem gewissen Grade die Anordnung der Chloroplasten. Konkave Parteien sammeln die Strahlen, sodass die Einfallswinkel, unter denen die aus dem Zellsaftraum kommenden Strahlen auf die Zylinderwand der Palissadenzellen fallen, vergrößert werden. Konkave Parteien zerstreuen dagegen die Strahlen, sodass ihr Einfallswinkel auf der Zylinderwand verkleinert wird. Im Hinblick auf diese mannigfaltigen Ablenkungen der Strahlen ist es begreiflich, dass die Chloroplasten nicht so physikalisch genau auf die Strahlenrichtung reagieren können, wie z. B. diejenigen von *Vaucheria*, deren Schläuche vom Licht unmittelbar bestrahlt werden.

Versuche mit Belichtung der *Unterseite*, wie ich sie für den Thallus von *Peyssonnelia* beschrieben habe (S. 107), brauchte ich mit Laubblättern nicht mehr anzustellen, da ich sie früher schon mit *Phaseolus* ausgeführt und dabei in den Palissadenzellen (in Übereinstimmung mit *Peyssonnelia*) Antistrophe nach der Blattunterseite hin erhalten hatte (Senn 1908, S. 97 f., Taf. 6, Fig. 4 und 5).

#### 4. Schlussbetrachtungen.

Aus diesen Versuchen mit Palissadenzellen von Rotalgen und Laubblättern geht hervor, dass der Unterschied in der Chromatophoren-Anordnung im diffusen Licht mittlerer Intensität — Antistrophe bei Rotalgen, Epistrophe in den Laubblättern — auf Unterschieden der Lichtbrechungsverhältnisse beruht. Werden die Brechungsverhältnisse der Laubblätter durch Injektion der Interzellularen mit Wasser denen der Meeresalgen gleich oder ähnlich gemacht, so tritt unter der Wirkung von Lichtstrahlen, die in mittlerer Intensität mit einer Konvergenz von  $90^{\circ}$ — $110^{\circ}$  einfallen, auch in den Palissadenzellen der Laubblätter Antistrophe ein, gerade wie in denjenigen der roten Meeresalgen.

Es mag vielleicht auffallen, dass es nur bei Anwendung *starker Konvergenz der Lichtstrahlen* gelingt, in den Palissadenzellen der Laubblätter die gleiche Chromatophoren-Anordnung hervorzurufen

wie in denjenigen der Meeresalgen. Diese Tatsache lässt sich aus den Lichtbrechungsverhältnissen leicht erklären. Naturgemäss kommen Unterschiede der Lichtbrechung im parallelen Lichte viel stärker zur Geltung als im diffusen Licht stark konvergenter Strahlen. Das ist ja auch der Grund, weshalb in der Mikroskopie stets Hohlspiegel und Beleuchtungsapparat, zuweilen auch Schusterkugel, angewendet werden, wenn es sich um die Untersuchung relativ stark lichtbrechender Objekte handelt, während man schwach lichtbrechende Objekte mit Vorteil im parallelen Licht, also unter Anwendung des Planspiegels betrachtet. Handelt es sich nun darum, die Brechungsunterschiede im Gewebe der Laubblätter zu eliminieren, um darin die im optisch viel homogenen Thallus der Meeresalgen herrschenden Lichtverhältnisse herzustellen, so wird dies am besten durch die Anwendung konvergenter Strahlen, also diffusen Lichts erreicht.

Da ich für die Landpflanzen nachweisen konnte, dass *Palissadenzellen mit Epistrophe der Chromatophoren* für die Absorption des *konvergenten diffusen Lichts*, *Grundgewebezellen mit Diastrophe der Chromatophoren* dagegen für die Verwertung *paralleler und wenig konvergenter Strahlen* vorteilhaft sind (vergl. Senn 1908, S. 332, 334) könnte der Schluss gezogen werden, dass die untersuchten und überhaupt alle Meeresalgen mit Palissadenparenchym an stark konvergentes, also diffuses Licht angepasst seien. Aus der Tatsache, dass diffuses Licht in grossen Wassertiefen ausschliesslich vorhanden ist, während in den oberen Wasserschichten das weniger konvergente Oberlicht vorherrscht (vergl. Linsbauer 1905, S. 72) könnte weiter gefolgert werden, dass die Meeresalgen mit Palissadenzellen für grosse Tiefen, die Formen mit Grundgewebe dagegen für geringe Meerestiefen eingerichtet seien.

Wie eine Durchsicht der Zusammenstellung *Bertholds* (1882, S. 500 ff.) über das Vorkommen der Meeresalgen im Golfe von Neapel ergibt, kommen allerdings die vorwiegend aus Grundgewebe bestehenden *Braunalgen*, wie *Dictyota dichotoma*, *Padina Pavonia*, *Phyllitis debilis* und *Asperococcus compressus*, sowie die *Rhodophyceen* *Nitophyllum punctatum* vorwiegend in geringen Wassertiefen vor. Aber auch *Peyssonnelia Squamaria* und *Platoma cyclocolpa* steigen keineswegs tief hinunter. Da ferner aus *Bertholds* Beobachtungen hervorgeht, dass für die vertikale Verbreitung der Meeresalgen in erster Linie die *Lichtintensität* und nicht die *Meerestiefe*, somit auch nicht die durch sie bedingte Richtung der Lichtstrahlen ausschlaggebend ist, scheint das Vorhandensein oder Fehlen von Palissadenzellen bei den Meeresalgen keine Anpassungserscheinung, sondern

durch die speziellen Wachstumsverhältnisse des Thallus bedingt zu sein.

Trotz völliger Übereinstimmung der Chromatophoren-Anordnung in den Palissadenzellen injizierter Laubblätter und der Thalli der beiden untersuchten Rotalgen darf nicht übersehen werden, dass unter *natürlichen* Bedingungen beide Organe die Lichtabsorption in durchaus verschiedener Weise bewerkstelligen. Das ergibt sich schon aus der Tatsache, dass die Chromatophoren der beiden Meeresalgen Antistrophe annehmen, gleichgiltig ob die Thalli von parallelen oder von konvergenten Strahlen beleuchtet werden, während die Chromatophoren in den Laubblattpalissaden je nach der herrschenden Strahlenrichtung wesentlich verschieden angeordnet sind. Wie ich gezeigt habe, beruht diese Verschiedenheit der Chromatophoren-Anordnung in gleichgestalteten Zellen auf dem Vorhandensein oder Fehlen von lufthaltigen Interzellularen, demzufolge die Lichtstrahlen diese Gewebe in ganz verschiedener Weise durchsetzen und auf verschiedenen Wegen in die einzelnen Zellen eindringen.

### Zusammenfassung der Resultate.

1. In den Palissadenzellen der roten Meeresalgen *Peyssonnelia Squamaria* und *Platoma cyclocolpa* sind die Chromatophoren bei diffuser Belichtung mittlerer Intensität in Antistrophe an den der Lichtquelle zugekehrten Querwänden gelagert. Durch Belichtung der Unterseite des Thallus von *Peyssonnelia* werden ihre Chromatophoren veranlasst, sich in den nun am besten belichteten anatomisch unteren Zellenden anzusammeln.

2. Durch längere Verdunkelung kann in den Zellen von *Platoma* Apostrophe, durch intensive Belichtung dagegen Parastrophe der Chromatophoren hervorgerufen werden.

3. Die Verschiedenheit zwischen der Chromatophoren-Anordnung in den Palissadenzellen der Meeresalgen (Antistrophe) und der Laubblätter (Epistrophe) bei optimal-diffuser Beleuchtung ist auf die Verschiedenheit der optischen Verhältnisse zurückzuführen. Wird die Verschiedenheit dadurch aufgehoben, dass man bei den Laubblättern die lufthaltigen Interzellularräume, welche die Totalreflexion der in die Palissadenzellen eingedrungenen Lichtstrahlen bewirken, mit Wasser injiziert, so tritt bei einer Konvergenz der Lichtstrahlen von  $90^{\circ}$ — $110^{\circ}$  in den Palissadenzellen der Laubblätter die gleiche Chromatophoren-Anordnung wie in denjenigen der untersuchten Rotalgen, nämlich die Antistrophe, ein. Schon bei einer Konvergenz von  $110^{\circ}$ , noch vollständiger aber bei  $120^{\circ}$  gehen auch in nicht injizierten Blättern die Chloroplasten in Antistrophe über.

4. Im Gegensatz zu den Laubblättern scheint das Vorkommen von Palissadenparenchym bei Meeresalgen keine Anpassung an diffuse Belichtung, sondern durch die speziellen Wachstumsverhältnisse des Thallus bedingt zu sein.

### Literatur.

1882. *Berthold, G.* Ueber die Verteilung der Algen im Golf von Neapel etc. Mitteilungen aus der zool. Station zu Neapel, Bd. 3.
1905. *Linsbauer, L.* Photometrische Untersuchungen über die Beleuchtungsverhältnisse im Wasser. Sitz.-Ber. Kais. Akad. Wissensch. Wien Math.-naturw. Klasse, Bd. 114 Abt. I.
1847. *Nägeli, C.* Die neueren Algensysteme und Versuch zur Begründung eines eigenen Systems der Algen und Florideen. Neue Denkschr. d. Allg. Schweiz. Ges. f. d. ges. Naturwissensch. Bd. 9.
1908. *Senn, G.* Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren. Leipzig, W. Engelmann.

Botanisches Institut der Universität Basel, September 1916.

---

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel](#)

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: [28\\_1917](#)

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

Artikel/Article: [Die Chromatophoren -Verlagerung in den Palissadenzellen mariner Rotalgen und grüner Laubblätter 1104-1122](#)