Die Dunkellage der Chlorophyllkörner

Autor(en): **Senn, G.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali**

Band (Jahr): **87 (1904)**

PDF erstellt am: **29.04.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-90123

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Die Dunkellage der Chlorophyllkörner.

Von Dr. G. Senn, Privatdozent in Basel.

Dass die Chlorophyllkörner innerhalb der Pflanzenzelle nicht an einen festen Platz gebunden sind, wurde von *Böhm* (1856) entdeckt. Zugleich stellte er fest, dass die Verlagerungen derselben durch intensives Sonnenlicht und durch längere Verdunkelung hervorgerufen werden.

Nach zahlreichen Publikationen über dasselbe Thema erschien im Jahre 1880 *Stahls* schöne Arbeit, in welcher unter anderem ein deutlicher Unterschied zwischen der Dunkellage und der bei intensiver Belichtung angenommenen Chlorophyllkörnerverteilung konstatiert wurde. Stahl untersuchte hauptsächlich die Abhängigkeit der Lageveränderung von Richtung und Intensität der Lichtstrahlen.

Auch nach Stahl erschienen noch zahlreiche Arbeiten über dieses Thema. Unsere Kenntnisse wurden durch dieselben allerdings in mancher Hinsicht erweitert, aber nicht vertieft.

Besonders blieb die Ursache unaufgekärt, welche die Chlorophyllkörner veranlasst, im Dunkeln die im Licht

Anmerkung: Die Publikation dieses Vortrages, den ich am 1. August in der Sitzung der Schweiz. botan. Gesellschaft in Winterthur hielt, betrachte ich als vorläufige Mitteilung eines Teiles von Untersuchungen, die ich baldmöglichst in extenso zu veröffentlichen gedenke.

eingenommene Lage zu verlassen und sich an bestimmte andere Stellen der Zelle hinzubegeben, wobei ja eine richtende Wirkung des Lichtes völlig ausgeschlossen ist.

Herr Geh.-Rat Pfeffer machte mich auf diese und verwandte Fragen aufmerksam, und ich begann dieselben zu studieren.

Als günstigstes Objekt für die Feststellung der Ursache einer bestimmten Anordnung der Chlorophyllkörner im Dunkeln benützte ich die Blätter des Laubmooses *Funaria hygrometrica,* in dessen zu einer einzigen Schicht verbundenen Zellen die Chlorophyllkornverlagerung sich relativ rasch und leicht sichtbar vollzieht.

Dass auch bei Funaria die Anordnung der Chlorophyllkörner im Dunkeln mit derjenigen im intensiven Lichte nicht übereinstimmt, geht besonders deutlich aus dem Verhalten der Randzellen hervor. (Figur I, II, III.) Im Dunkeln wird die ganze freie Kante derselben von Chlorophyllkörnern entblösst, während sie bei Besonnung (in der Richtung senkrecht zur Blattfläche) von den Chlorophyllkörnern aufgesucht wird. Dieselben können dort den Sonnenstrahlen ebenso gut ihre Kante darbieten, wie an den mit dem Lichteinfall ebenfalls parallelen Fugenwänden.

Es ist auffallend, dass im Dunkeln nur diejenigen Wände von den Chlorophyllkörnern aufgesucht werden, welche an die Wände benachbarter Zellen stossen, die sog. *Fugenwände,* während die an Luft grenzenden freien *Aussenwände* verlassen werden.

Wie ich eben hervorgehoben habe, kommt dieser physiologisch-anatomische Unterschied bei direkter Besonnung nicht in Betracht.

Um die *Wirkungsweise der Fugenwände* herauszufinden, versuchte ich auf Anraten von Herrn Geh.-Rat

Pfeffer, eine Aussenwand künstlich in eine Fugenwand umzuwandeln.

Ich bewerkstelligte dies durch *Aufkleben abgeschnittener Funariablätter auf eben erstarrende 10 prozentige Gelatine.* Nach zweistündiger Verdunkelung waren alle Chlorophyllkörner von der freien Aussenwand auf die Fugenwände gerückt, die der Gelatine anliegenden waren jedoch liegen geblieben, gerade wie an einer natürlichen Fugenwand. (Figur IV.)

Bei Besonnung und längerer diffuser Belichtung solcher auf Gelatine aufgeklebter Blätter zeigt sich aber wieder ein auffallender Unterschied gegenüber der Dunkellage: die Chlorophyllkörner bleiben nicht an der Gelatineseite liegen, sondern verlassen dieselbe und gehen auf die Fugenwände und die noch freie Aussenwand über, was gerade bei Besonnung am wenigsten zu erwarten war. (Figur V.)

Worauf beruht nun dieser auffallende Unterschied in der Reaktion der Chlorophyllkörner aufgeklebter Blätter bei Verdunkelung und bei Belichtung? Es muss irgend eine spezifische Wirkung der Gelatine ausschlaggebend sein, die chemischer oder physikalischer Natur sein kann. In physikalischer Beziehung kommt möglicher Weise der Wassergehalt der Gelatine in Betracht. Entsprechende Versuche zeigten aber, dass das einseitige Anliegen an einen wasserhaltigen Körper nicht ausreicht, um eine solche Chloroplastenverteilung hervorzurufen.

Es musste also irgend eine chemische Wirkung im Spiele sein. Statt die Blätter der Wirkung der Gelatine auszusetzen, wurden sie einseitig von verschiedenen chemischen Körpern, zunächst von Gasen bespült.

Zu diesem Zwecke wandte ich folgende *Methode* an:

In dünne Glimmerplättchen von Deckglasgrösse wurden kleine Fensterchen geschnitten, die etwas kleiner waren als ein Funariablatt (zirka $^1/_2$ mm^2). Auf den Rand dieses Fensterchens brachte ich etwas zehnprozentige Gelatine und klebte ein Funariablatt über dasselbe und zwar so, dass die Zellen der Blattmitte beiderseits vollständig frei lagen und auch von Gelatine nicht überzogen waren. (Figur VI.) Es wurde dadurch möglich, beide Blattflächen, resp. Zellaussenseiten vollständig von einander zu isolieren und mit verschiedenen chemischen Stoffen zu behandeln, indem diese Glimmerplättchen mit Funariablättern zwischen zwei Glaskammern mit je zwei Zuleitungsröhren geklebt wurden. Durch letztere konnten je nach Bedarf verschiedene Gase oder Flüssigkeiten zugeführt werden, welche die Chlorophyllkörner der beiden Zellaussenwände vollständig gesondert beeinflussten. (Figur VII.)

Bei den ersten Versuchen experimentierte ich mit Wasserstoff, kohlensäurehaltiger und kohlensäurefreier Luft. Ich liess jeweilen die Gase zuerst bei diffuser Belichtung während $^1/_2$ bis 1 Stunde einwirken und vollzog dann einen Beleuchtungswechsel: Verdunkelung oder Besonnung. Nach 1 bis 2 Stunden hatte gut arbeitendes Material reagiert. Die Glimmerplättchen wurden dann herausgebrochen und in Jod-Jodkaliumlösung samt den Blättchen untersucht.

Bei der Einwirkung von Wasserstoff einer- und Luft anderseits erhielt ich keine klaren und konstanten Resultate.

Anders war es dagegen bei *kohlensäurehaltiger Luft* einer- und *kohlensäurefreier Luft* andrerseits. Ob ich in der beschriebenen Weise präparierte Blätter besonnte oder verdunkelte, immer blieben die Chlorophyllkörner

an der von der kohlensäurehaltigen Luft bespülten Seite auf der Aussenwand liegen, während sie von der kohlensäurefreien Seite auf die Fugenwände auswanderten. (Figur VIII.)

Dabei waren aber die in Folge der Kohlensäure-Wirkung auf der einen Aussenwand liegen bleibenden Chlorophyllkörner nicht etwa anästhesiert: Der Versuch gelang in derselben Weise, wenn er mit Blättern angestellt wurde, in denen die Chlorophyllkörner in Folge vorheriger Verdunkelung durchgehends auf den Fugenwänden lagen. Hier wanderten die Chlorophyllkörner nach der von Kohlensäure bespülten Aussenwand hinüber.

Das Gelingen dieser Versuche ist allerdings nur bei grosser Empfindlichkeit des Materiales, dann aber ausnahmslos zu erwarten.

Es wurde somit eine deutliche *Anziehung der Chlorophyllkörner durch die Kohlensäure konstatiert, eine positive Chemotaxis*, wie sie auch bei grünen Algenschwärmern von Frank (1904 Botan. Zeitung pag. 177) im Anschluss an meine Versuche nachgewiesen worden ist.

Verwerten wir diese Tatsache bei der Erklärung der *Wirkungsweise der Gelatine* auf die Chloroplastenverlagerung bei Funaria, so ergiebt sich, dass die Gelatine bei Belichtung wie ein an Kohlensäure armer, bei Verdunkelung wie ein an Kohlensäure reicher Körper wirkt.

Dass dies eine spezifische Eigenschaft der Gelatine sei, ist nicht anzunehmen, viel eher wird man zu der Vermutung veranlasst, dass die Funariablätter selbst an diesem auffallenden Verhalten der Gelatine schuld seien. Bei der assimilatorischen Tätigkeit der Blätter, die die Kohlensäure konsumiert, ist das Fortwandern der Chlorophyllkörner von der Gelatine im Lichte darauf zurück-

zuführen, dass der darin enthaltene Kohlensäurevorrat aufgezehrt und offenbar nicht ebenso rasch ersetzt wird.

Bei Verdunkelung wird im Gegenteil der Kohlensäuregehalt der Gelatine bei völligem Mangel der Assimilation durch die Atmung des Blattes erhöht: die Chlorophyllkörner bleiben auf der Gelatineseite liegen.

Dabei muss aber eine verschiedene Diffusionsgeschwindigkeit der Kohlensäure und des Sauerstoffs durch die Gelatine angenommen werden: die Kohlensäure muss langsamer durch die Gelatine diffundieren als der Sauerstoff. Die bei der Assimilation verbrauchte Kohlensäure wird daher nicht so rasch aus der Luft ersetzt, dass der Kohlensäuregehalt der Gelatine stets konstant bleibt, und die bei der Atmung ausgeschiedene Kohlensäure wird nicht ebenso rasch durch die Gelatine fortgeleitet, wie der zur Atmung nötige Sauerstoff zugeleitet wird.

So weit war ich in meinen Ueberlegungen gediehen, als ich eine Arbeit von *Aug. Hagenbach* (1898, Annalen der Physik und Chemie p. 673 ff.) über Diffusion von Gasen durch wasserhaltige Gelatine in die Hände bekam. Hagenbach hat auf physikalischem Wege nachgewiesen, dass der Sauerstoff 7 mal rascher durch 20 prozentige Gelatine diffundiere als die andern Gase, speziell auch als die Kohlensäure.

Was ich also auf Grund meiner Versuche mit Funaria schloss, war vorher auf physikalischem Wege nachgewiesen worden.

Die Vermutung lag nun nahe, dass die ganze Chloroplastenverlagerung auch bei *unaufgeklebten Blättern von Funaria* auf der positiven Chemotaxis der Chlorophyllkörner gegenüber Kohlensäure beruhe, dass sie somit durch *Selbstregulation* innerhalb der Zelle zustande komme.

Ich stellte mir den Vorgang folgendermassen vor: Im

Dunkeln kann die bei der Atmung gebildete Kohlensäure an den freien Aussenwänden rascher hinausdiffundieren als an den Fugenwänden. An letzteren findet sich daher ein grösseres Quantum von Kohlensäure, welches von den Chlorophyllkörnern aufgesucht, während die an Kohlensäure ärmere Aussenseite verlassen wird.

Im diffusen Lichte zehren die Chlorophyllkörner die bei der Atmung erzeugte Kohlensäure fortwährend auf, sie kann sich also in der Zelle nirgends anhäufen, während an die Aussenwände durch die Luftströmungen, wenn auch geringe, so doch stets neue Mengen von Kohlensäure herangeführt werden. Die Chlorophyllkörner wandern wieder der Stelle mit höherem Kohlensäuregehalt zu, treten somit auf die Aussenwände über. Im gleichen Sinne wirkt in diffusem Lichte die von Stahl festgegestellte transversale Phototaxis der Chlorophyllkörner, die den diffusen Lichtstrahlen ihre Breitseite zuzukehren bestrebt sind.

Bei Besonnung kommt unter normalen Verhältnissen die Chemotaxis bei Funaria nicht in Betracht: die Chloroplasten stellen sich parallel zum Strahleneinfall.

Die vorgetragene Theorie über das Zustandekommen der Dunkellage der Chlorophyllkörner infolge von positiver Chemotaxis gegenüber Kohlensäure wird aber durch einen einfachen Versuch über die *Wirkung der rotgelben Spektralhälfte* umgestossen. In derselben ist bekanntlich die Kohlensäureassimilation am stärksten, eine Kohlensäureanhäufung kann also an den Fugenwänden ebensowenig eintreten, als im weissen Lichte. Trotzdem wandern die Chloroplasten im Kaliumbichromat-Licht auf die Fugenwände hinüber.

Obwohl allerdings die Blätter in der freien Natur nie den rotgelben Strahlen allein exponiert werden, reicht

die positive Chemotaxis der Chlorophyllkörner der Kohlensäure gegenüber nicht aus, um die Dunkellage der Chloroplasten zu erklären.

Durch einen Zufall wurde ich auf die richtige Fährte geführt. Funariarasen, welche innerhalb zwei Stunden auf Verdunkelung reagierten, waren gegen Dunkelheit unempfindlich geworden, als ich sie mit 0,1 prozentiger *Knop'scher Nährlösung* begossen hatte.

Eine Schädigung der Blätter war ausgeschlossen; im Gegenteil sahen die Kulturen viel üppiger aus als die nur mit Wasser begossenen. Durch die reichliche Zufuhr waren aber die notwendigen Bodensalze im ganzen Zellsaftraum in relativ grosser Menge vorhanden, es existierte also keine genügende Differenz in der Menge der wirksamen Stoffe an den verschiedenen Stellen der Zelle, vielleicht war auch die Reizbarkeit der Chloroplasten durch die reichliche Zufuhr der reizenden Stoffe herabgesetzt.

Bei schwacher Zufuhr derselben werden sie dagegen im Zellsaftraum in sehr geringer Menge vorhanden sein, in grösster Menge noch an den Fugenwänden, durch die ja allein der Stofftransport geschieht.

Wenn daher eine chemotaktische Reizbarkeit der Chloroplasten durch die Bodensalze festgestellt werden kann, sind wir berechtigt, auf Grund der erwähnten Beobachtungen die Dunkellage der Chloroplasten auf positive Chemotaxis gewissen Bodensalzen und der Kohlensäure gegenüber zurückzuführen.

Eine solche chemotaktische Reizbarkeit habe ich mit Hilfe der eingangs beschriebenen Methode tatsächlich festgestellt. Statt dass ich durch die Glaskammern Gase durchsog oder durchpresste, liess ich vermittelst einer Hebervorrichtung einerseits eine Salzlösung, andrerseits

destilliertes Wasser vorbeifliessen, und zwar etwa 1 Liter pro Stunde.

Die chemische Untersuchung der vorbeigeflossenen, getrennt aufgefangenen Lösungen ergab, dass bei guter Versuchsanstellung die beiden Flüssigkeiten durch das auf dem Glimmerplättchen aufgeklebte Funariablatt vollständig getrennt wurden, eine Mischung der Flüssigkeiten und demzufolge eine Trübung der Versuchsresultate ausgeschlossen war.

Positive Chemotaxis zeigten die Chloroplasten gegenüber:

Knopscher Nährlösung 0,25—0,5 %

$MgSO_4$	0,25 und 0,45 %	sehr deutlich
Na_2SO_4	0,266 %	
H_2SO_4	0,005 %	
$NaHSO_4$	0,1125 %	
$KHSO_4$	0,1275 %	

Negativ chemotaktisch, abstossend wirkten:

KNO_3	0,25 %
$NaNO_3$	0,25 %
KH_2PO_4	0,25 %
H_3PO_4	0,05 %

Von organischen Stoffen habe ich erst folgende geprüft:
Rohrzucker 1,28 % ist indifferent,
Sauerkleesalz 0,12 % wirkt abstossend,
Aepfelsäure 0,025 und 0,0125 % wirkt anziehend. Sie ist bekanntlich der Stoff, welcher die Spermatozoiden der Farne in die Archegoniumöffnung hineinlockt.

Obwohl die Liste der untersuchten Substanzen noch klein ist, so geht doch daraus hervor, dass die Chloroplasten von Funaria durch gewisse Bodensalze, besonders Sulfate, chemotaktisch reizbar sind, wodurch die Dunkel-

lage der Chloroplasten an den Fugenwänden auch im roten Lichte erklärt wird, ebenso wie auch die Häufung der Chlorophyllkörner um den Kern, die *Systrophe,* welche bei zahlreichen einzelligen Pflanzen vorkommt. (*Striatella, Eremosphaera.)*

Dass die chemotaktisch reizbaren Chlorophyllkörner in der Dunkelheit gerade den Kern aufsuchen, ist bei seinem Gehalt an verschiedenen physiologisch wichtigen Stoffen nicht auffallend. Sobald die Wirkung des Lichtreizes, welcher die transversale Phototaxis hervorruft, aufhört, übt der (offenbar schwächere) chemotaktische Reiz des Kernes seine Wirkung aus.

Ausgesprochen chemotaktische Bewegungen der Chlorophyllkörner sind übrigens schon von *Nordhausen* (1899 Pringsh. Jahrbuch p. 44, Anm.) bei *Mnium*-Arten beobachtet worden. Liess er die Blätter allmählich durch *Botrytis cinerea* infizieren, so waren die Chloroplasten der Zelle, welche von einem Pilzfaden angegriffen wurde, in kurzer Zeit nach der von der Angriffsstelle des Pilzes abgelegenen Zellpartie weggewandert, offenbar chemotaktisch abgestossen von den vom Pilz ausgeschiedenen Giften.

Nach meinen Untersuchungen ist also die Dunkellage der Chlorophyllkörner durch eine ungleiche Verteilung der auf dieselben chemotaktisch wirksamen Stoffe zu erklären, während die Lage im Licht, sei es diffus oder intensiv, von Qualität, Intensität und Richtung der Strahlen abhängig ist.

Ueber die Frage, ob die Verlagerung der Chloroplasten nur passiv ist und durch das Plasma vollzogen wird oder ob sie auf einer aktiven Bewegung der Chlorophyllkörner innerhalb des sie einschliessenden Plasmas beruht, habe ich ebenfalls Versuche angestellt.

Ohne auf Einzelheiten einzugehen, kann ich schon jetzt mitteilen, dass die Bewegung in einem Kriechen an der äusseren, vielleicht auch inneren ruhenden Hautschicht des Plasmaschlauches besteht, und dass diese Kriechbewegung von der Plasmaströmung (Zirkulation) normaler Weise unabhängig ist, ja derselben häufig entgegenarbeitet.

Zahlreiche Beobachtungen deuten auch darauf hin, dass nicht das plasmatische Stroma der Chloroplasten selbst die Bewegung vollzieht, sondern dass es pseudopodienartig sich ausstreckende und kontrahierende Plasmastränge sind, welche die Chlorophyllkörner bewegen und welche aus der jeden Chloroplasten umhüllenden Plasmaschicht ausgestülpt werden können.

Die Plasmastränge sind an fixiertem und gefärbtem Materiale, oft aber auch in lebenden Zellen, z. B. bei Funaria sehr deutlich zu sehen.

Demnach führen die Chlorophyllkörner innerhalb der Pflanzenzelle ein sehr individuelles Leben, worauf schon *Schimper* (Bot. Zeitg. 1883, p. 112) hingewiesen hat. Ob seine Idee von der ursprünglich symbiontischen Natur der Chloroplasten durch meine Untersuchungen berührt, eventuell gestützt wird, diese Frage möchte ich vorläufig noch offen lassen.

Funaria Blattrand · Vergrösserung 340

Fig. I. Aus diffusem Licht

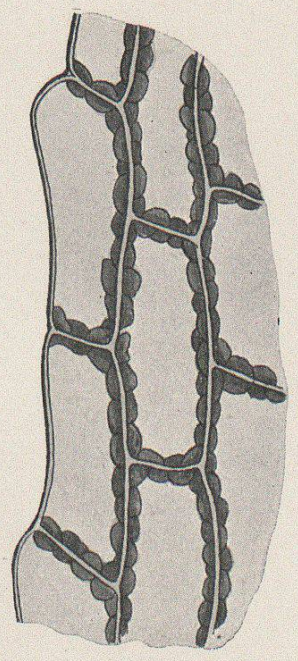

Fig. II. Verdunkelt

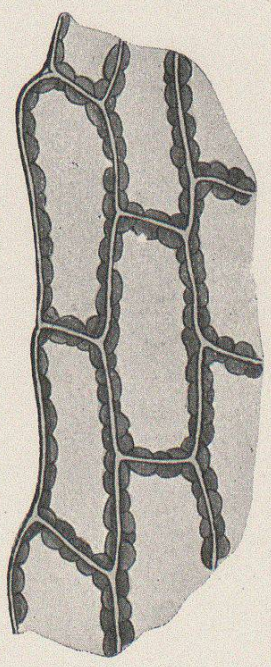

Fig. III. Besonnt

Funaria Blattrand im Querschnitt
auf 10prozentiger Gelatine aufgeklebt · Vergrösserung 340

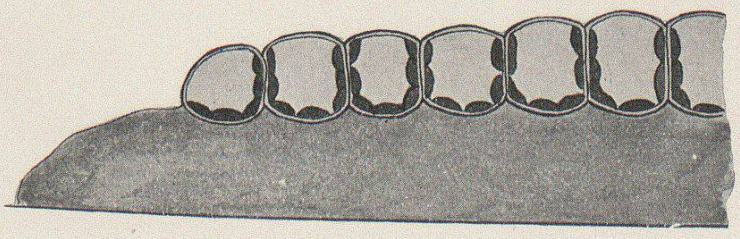

Fig. IV. Verdunkelt

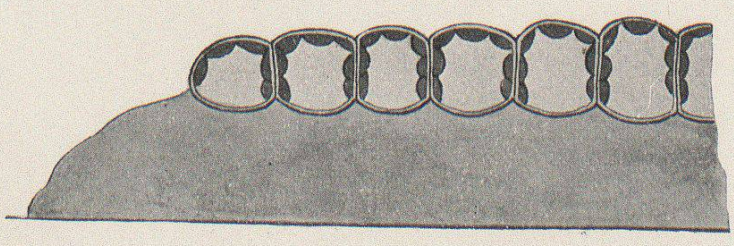

Fig. V. Längere Zeit belichtet, resp. besonnt

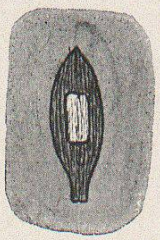

Fig. VI. Mittlerer Teil eines Glimmerplättchens
mit einem über das Fensterchen geklebten Funariablatt
zirka doppelte natürl. Grösse

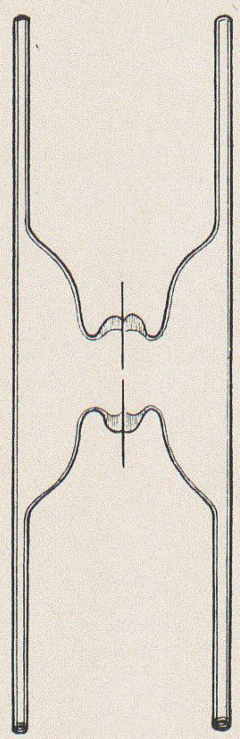

Fig. VII. 2 Glaskammern mit Zuleitungsröhrchen
dazwischen Glimmerplättchen mit Fenster. Optischer Längsschnitt $^2/_3$ der natürl. Grösse

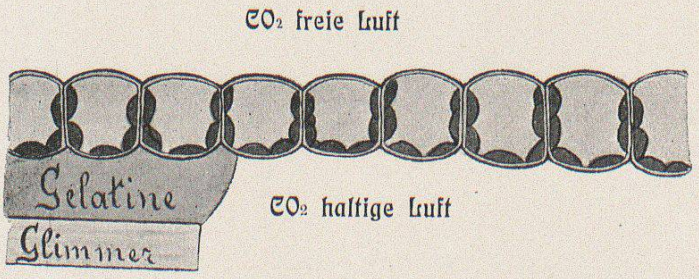

Fig. VIII.
Querschnitt durch ein Funariablatt
das über ein Glimmerfenster geklebt und auf der einen Seite mit CO_2 freier, auf der andern Seite mit CO_2 haltiger Luft bespühlt worden war · Vergrösserung 340