FLORA

71. Jahrgang.

Nro. 19—21. Regensburg, 1., 11. und 21. Juli **1888.**

Inhalt. G. Haberlandt: Die Chlorophyllkörper der *Selaginellen*. (Mit Tafel V.) — F. Gnentzsch: Ueber radiale Verbindungen der Gefässe und des Holzparenchyms zwischen aufeinander folgenden Jahrringen dikotyler Laubbäume mit besonderer Berücksichtigung der einheimischen Arten. (Mit Tafel VI.) — Literatur. — Einläufe zur Bibliothek und zum Herbar.

Beilagen. Tafel V und VI.

Die Chlorophyllkörper der Selaginellen.

Von **G. Haberlandt.**

(Mit Tafel V.)

Die in verschiedener Hinsicht so interessanten Chlorophyllkörper der *Selaginellen* sind bisher meines Wissens noch nicht näher beschrieben worden. A. W. Schimper lässt sie in seiner grossen Arbeit über die Chlorophyllkörper[1]) unberücksichtigt und auch A. Zimmermann[2]) thut ihrer in seinem Zellenbuche keine Erwähnung. Blos auf die grossen, eigenthümlich gestalteten Chlorophyllkörper der specifisch assimilatorischen Zellen der Laubblätter wird in der Litteratur gelegentlich hingewiesen.[3])

I. Form und Bau der Chlorophyllkörper.

Hinsichtlich der Vielgestaltigkeit ihrer Chlorophyllkörper stehen die *Selaginellen* unter den höher entwickelten Pflanzen einzig da; sie lassen sich in dieser Hinsicht blos mit den Algen vergleichen. Indem ich nun daran gehe diese Formenmannigfaltigkeit zu schildern, will ich mit den Chlorophyllkörpern im Assimilationssystem der Laubblätter den Anfang machen.

[1]) Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde, Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Bot., XVI. Bd., 1886.

[2]) Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Breslau 1887.

[3]) Vgl. Russow, Vergl. Untersuchungen betreffend die Histologie der Leitbündelkryptogamen. Mémoires de l'académie de St. Pétérsbourg, VII. S. T. 19 p. 137.

Die mehr oder minder trichterförmigen Assimilationszellen der *Selaginellen* gehen entweder aus der subepidermalen Zellschicht des Laubblattes hervor, oder die Epidermis der betreffenden Blattseite wird selbst zum eigentlichen Assimilationsgewebe. Ersteres ist z. B. bei *S. Kraussiana, Galeottii* und wahrscheinlich auch bei den anderen Arten aus der Gruppe der *Articulatae* der Fall[1]), letzteres findet z. B. bei *Selag. Martensii, caesia, grandis, cuspidata* u. A. statt. In Bezug auf die Ausbildung der Chlorophyllkörper ist diese Verschiedenheit der entwickelungsgeschichtlichen Herkunft des Assimilationsgewebes ohne Bedeutung.

In den grossen weiten Trichterzellen von *S. Martensii* befindet sich fast ausnahmslos nur je ein grosser, muldenförmiger Chlorophyllkörper, welcher in der unteren Hälfte der Zelle die Wandungen ringsum vollständig auskleidet (Fig. 1). Derselbe ist in der Mitte, d. i. am Grunde der Zelle, am dicksten und keilt sich gegen den Rand zu allmälig aus. Der Contour des Chloroplasten ist meist sehr unregelmässig; fast immer sind lappige oder zipfelförmige Vorsprünge vorhanden, ähnlich wie bei verschiedenen Algen (namentlich *Palmellaceen*) mit blos einem Chlorophyllkörper in jeder Zelle.[2]) Bisher ist das Auftreten von je einem einzelnen Chloroplasten — abgesehen von verschiedenen Algen — blos noch bei gewissen Lebermoosen, den Anthoceroten, beobachtet worden[3]); derselbe bildet hier eine grosse, in den inneren Zellen gelappte Scheibe, welche nach Schimper nicht blos hinsichtlich ihrer Gestalt, sondern auch betreffs ihres feineren Baues den Chloroplasten der Algen, namentlich der *Ulva-* und *Coleochaete*-Arten vollständig gleicht. Speciell zu erwähnen ist das Vorhandensein eines kugelförmigen Pyrenoids mit dicker Stärkehülle[4]), wodurch sich die Chloroplasten der Anthoceroten von denen der höher entwickelten Pflanzen sehr wesentlich unterscheiden. Der einzelne Chlorophyllkörper in den Trichterzellen des Blattes von *S. Martensii* verhält sich hinsichtlich seines feineren Baues ganz wie die übrigen Chloroplasten der Pteridophyten und Phanerogamen; ein Pyrenoid ist nicht vor-

---

[1]) Vgl. Russow, l. c. p. 136.
[2]) Vgl. Schmitz, Die Chromatophoren der Algen, Bonn 1882, p. 11 ff.
[3]) Vgl. Schimper, l. c. p. 45.
[4]) Vgl. Schmitz, l. c. p. 41.

handen, wol aber sind im intakten Chlorophyllkörper deutliche „Grana“ nachweisbar.

Schon hier möge die beachtenswerthe Thatsache Erwähnung finden, dass der kleine Zellkern dem Chloroplasten stets unmittelbar anliegt, — gewöhnlich findet er sich in der Mitte, am Grunde der Mulde vor — und dass die kleinen meist etwas gestreckten Stärkekörner im Innern des Chloroplasten hinsichtlich ihrer Lagerung gewisse Beziehungen zur Lage des Zellkerns erkennen lassen.

Unter dem Einflusse des Wasserzutrittes lässt sich an den Chlorophyllkörpern des Assimilationssystems von *S. Martensii* (sowie auch bei anderen *Selaginellen*) sehr schön jene eigenthümliche Streifung des quellenden Chloroplasten beobachten, welche zuerst von Rosanoff und Hofmeister an den Chlorophyllkörnern von *Bryopsis* gesehen wurde. Schimper[1]) hat eine ähnliche Streifung „bei zahlreichen anderen Gewächsen, sehr auffallend z. B. bei *Anthoceros*,“ konstatirt. An den Chlorophyllkörpern unserer *Selaginella* tritt diese „krummradiale“ Streifung besonders gegen den Rand zu deutlich auf; man sieht hier häufig ganz ähnliche Bilder, wie sie Schimper (l. c. Taf. II, Fig. 11) für *Anthoceros* abbildet (Fig. 2). Die beiden sich kreuzenden Streifungssysteme sind wenigstens stellenweise auf das Deutlichste sichtbar.

Nachdem wir nun die Form und den Bau der typisch ausgebildeten Chlorophyllkörper im Assimilationsgewebe von *S. Martensii* kennen gelernt haben, gehen wir jetzt zur Beschreibung jener Chloroplasten über, welche in den der Basis des Blattes genäherten Theilen des Assimilationsgewebes auftreten. Gegen die Blattbasis zu wird nämlich die Form des gleichfalls noch einzeln in jeder Zelle vorhandenen Chloroplasten immer unregelmässiger; tiefe Einkerbungen, Einschnürungen treten immer häufiger auf, so dass der Chlorophyllkörper ganz eigenthümliche Formen annimmt (Fig. 4—9). Sehr häufig erfolgt die Einschnürung in der Art, dass sich von dem rundlichen, am Grunde der Zelle liegenden Körper des Chloroplasten ein mehr oder minder langer, bandartiger Lappen abgliedert, welcher seitenwandständig wird, und so im Profil gesehen dunkler erscheint, als die Chlorophyllscheibe am Grunde der Zelle (Fig. 5). Zuweilen sind zwei solche

[1]) l. c. p. 157.

Lappen vorhanden, so dass der Chloroplast, von oben gesehen, Sförmig (mit scheibenartig erweitertem Mittelstück) aussieht (Fig. 6). Wenn die periklinen Einschnürungen in entgegengesetzter Richtung erfolgten, dann bleibt in der Mitte blos eine mehr oder minder schmale Brücke erhalten; sehr häufig wird auch noch diese durchschnürt, dann sind in der Zelle zwei Chloroplasten vorhanden: eine flachmuldenförmige Scheibe am Grunde der Zelle und ein hufeisenförmig gekrümmtes Band an den Seitenwänden (Fig. 4 u. 8). In noch grösserer Nähe der Insertionsstelle des Blattes ist die Zersplitterung des Chlorophyllkörpers noch weiter vorgeschritten. In jeder Zelle des Assimilationssystems treten nun 3—4 unregelmässig gekrümmte und contourirte wurstförmige Chloroplasten auf, welche nicht selten durch dünne Verbindungsstränge kettenförmig miteinander verbunden sind (Fig. 7, 9). Unmittelbar an der Insertionsstelle ist die Zahl der Chloroplasten, welche nunmehr die Gestalt verschieden grosser Chlorophyllkörner angenommen haben, eine noch grössere; nicht selten sind sie auch hier sehr deutlich zu Ketten vereinigt.

Bei *Selag. grandis* sind die epidermalen, trichterförmigen Assimilationszellen klein und nieder. In jeder Zelle findet man einen einzigen muldenförmigen Chlorophyllkörper, welcher den unteren Theil der Zelle fast vollständig ausfüllt und von verhältnissmässig beträchtlicher Dicke ist (Fig. 40). Im basalen Theile des Blattes treten in jeder Zelle mehrere Chloroplasten auf.

Bei *Selag. Kraussiana* Kunze (*S. hortensis* Mett.) treten in jeder Assimilationszelle 1—2 Chlorophyllkörper auf. Ist blos einer vorhanden, so besitzt derselbe ähnlich wie bei *S. Martensii* eine muldenförmige Gestalt, ist aber stets von zwei entgegengesetzten Seiten her tief eingeschnürt (Fig. 18). Wenn zwei Chloroplasten auftreten, so repräsentiren dieselben ihrer Gestalt und Lagerung nach die beiden vollständig getrennten Hälften des ursprünglich einzelnen Chlorophyllkörpers. Sie sind von einander (bei schwacher Beleuchtung) blos durch eine schmale farblose Plasmalamelle getrennt. Die Trennungslinie verläuft selten gerade; meist ist sie geschlängelt, bisweilen selbst Sförmig gekrümmt. Gewöhnlich sind beide Chloroplasten mit mehr oder minder tiefen Einkerbungen versehen (Fig. 19). — Im basalen Theile des Blattes enthält jede Assimilationszelle mehrere (4—7) Chlorophyllkörner. Die-

selben liegen bei schwacher Beleuchtung am Grunde dicht beisammen; unter dem Einfluss intensiverer Beleuchtung rücken sie aber auseinander und dann sieht man sehr häufig zwischen den einzelnen Chlorophyllkörnern Verbindungsstränge auftreten.

In den ziemlich hohen epidermalen Trichterzellen von *Selag. caesia* sind durchgehends je zwei Chloroplasten vorhanden. Wie bei *S. Kraussiana* repräsentiren sie die beiden Hälften eines einzigen grossen, muldenförmigen Chlorophyllkörpers (Fig. 36). Sie bedecken derart den Grund der Zelle, sowie die freien, d. i. an die Intercellularräume grenzenden Theile der Seitenwände. Die trennende Plasmalamelle zeigt einen geschlängelten, selbst Sförmigen Verlauf (Fig. 37). Die beiden Chloroplasten sind meist ungefähr gleich gross, nicht selten aber ist einer, der innen- und seitenwandständig ist, ansehnlich grösser, als der andere, welcher blos einen Theil der Seitenwand occupirt (Fig. 36, rechts).

Dei *Selag. cuspidata* besitzen die epidermalen Assimilationszellen eine beträchtliche Höhe; man könnte sie fast schon als Palissadenzellen bezeichnen. Jede Zelle enthält in der Regel zwei Chloroplasten von sehr unregelmässiger Form (Fig. 39): meist sind es seitenwandständige Platten mit mannigfaltigen Lappen und Kerben, gewöhnlich durch breite Streifen farblosen Plasmas von einander geschieden.

Die Laubblätter von *Selag. Willdenowii* besitzen unter der epidermalen Trichterzelllage noch eine Schichte aus kurzen Palissadenzellen. In jeder Trichterzelle sind gewöhnlich vier gleichgrosse Chloroplasten vorhanden; dieselben stellen rechteckige oder trapezförmige, schwachgekrümmte Platten vor, welche an den Seitenwänden, durch schmale Plasmastreifen von einander getrennt, neben einander liegen (Fig. 35). Wenn man die Zelle von oben betrachtet, so zeigen die Chlorophyllplatten eine sehr regelmässige, kreuzweise Lagerung (Fig. 34). In der Palissadenschicht enthält jede Zelle 5—8 dichtgedrängte Chlorophyllkörner.

Ganz abweichend gestaltet, aber nicht minder merkwürdig ist der Chlorophyllapparat in den Parenchymzellen der Stengelrinde. Hier treten typisch geformte, meist ziemlich kleine Chlorophyllkörner auf, welche in jeder Zelle zu einer einzigen unverzweigten oder verzweigten Kette vereinigt sind. Die verbindenden zarten Plasmastränge sind nicht etwa ein Differenzirungsprodukt des Cytoplasmas, sondern gehören dem

Chlorophyllapparat selbst an. Man könnte daher ebensogut von einem einzigen kettenförmig gegliederten Chlorophyllkörper sprechen, den jede Zelle der Stengelrinde enthält. Was denselben noch interessanter macht, ist der Umstand, dass der kleine Zellkern stets der Chlorophyllkornkette unmittelbar anliegt.

Sehr schön und deutlich lassen sich die in Rede stehenden Verhältnisse bei *Selag. Kraussiana* beobachten. In den äusseren Rindenpartien des Stengels sieht man auf Längsschnitten die langgestreckten Chlorophyllketten[1]) stets den dem Leitbündel zugekehrten Wandungstheilen anliegen. Die Ketten sind meist gerade, zuweilen leicht geschlängelt und erreichen eine Gesammtlänge von 0·15 mm. (Fig. 22). Die Anzahl der sie zusammensetzenden Chlorophyllkörner ist grossen Schwankungen unterworfen; es treten Ketten auf, die aus 30 und mehr Chlorophyllkörnern bestehen; diese selbst sind sehr klein, mehr oder minder spindelförmig gestreckt, bald knapp hinter einander liegend, bald um das 2—4fache ihres Längsdurchmessers von einander entfernt. Die farblosen zarten Verbindungsstränge zwischen den einzelnen Chlorophyllkörnern sind bei hinreichender Vergrösserung schon an frischen Präparaten deutlich wahrnehmbar. Noch schöner treten sie nach Behandlung mit geeigneten Fixirungs- und Färbungsmitteln hervor. Fixirung mit Alkohol ist nicht vortheilhaft. Dagegen erzielt man sehr schöne Präparate, wenn man die Chlorophyllketten mit Jodwasser fixirt und nach dem Auswaschen mit mässig verdünnter Gentianaviolettlösung tingirt. Auch Fuchsinlösung ist ein geeignetes Färbemittel.

Etwas abweichend sind die Chlorophyllketten in der innersten Zellschicht des Rindenparenchyms gestaltet, welche an den das Leitbündel umgebenden Luftraum grenzt (Fig. 23). Vor Allem fällt auf, dass die einzelnen Chlorophyllkörner weit grösser sind als in den äusseren Rindenpartien. Die Ketten selbst sind meist stark geschlängelt und verbogen und häufig mit kurzen Seitenzweigen versehen; man findet nämlich, dass von einzelnen Chlorophyllkörnern der Hauptkette Verbindungsstränge abzweigen, an welche sich gewöhnlich je ein, seltener zwei Chlorophyllkörner anschliessen. Sehr häufig sieht man

---

[1]) So will ich von nun an in Kürze die zu Ketten verbundenen Chlorophyllkörner, resp. die kettenförmig gegliederten Chlorophyllkörper nennen.

einzelne Chlorophyllkörner in Theilung begriffen (Fig. 24). Auf den Theilungsvorgang selbst soll erst später etwas näher eingegangen werden. Hier möchte ich blos darauf hinweisen, dass beim Auseinanderweichen der beiden Theilkörner die mittlere, eingeschnürte Partie des sich theilenden Kornes fadenförmig gestreckt wird und indem sie in dieser Gestalt auch später erhalten bleibt, den zarten Verbindungsstrang zwischen je zwei Gliedern der ausgebildeten Kette vorstellt.

Aehnlich gebaute Chlorophyllketten habe ich im Rindenparenchym der Stengel aller von mir untersuchten *Selaginella*-Species aufgefunden. Die Abweichungen betreffen theils die Zahl der Chlorophyllkörner einer Kette, welche z. B. bei *Selag. grandis* in den jüngeren Stengeltheilen blos 4, in den älteren 8—10 beträgt (Fig. 41), theils die Grösse und Form derselben. So sind z. B. bei *Selag. Martensii* und namentlich *Pallasiana* die einzelnen Chlorophyllkörner verhältnissmässig sehr gross; bei *Selag. episolenta* dagegen sind sie von auffallender Kleinheit. *Selag. grandis* und *Pallasiana* besitzen gegenüber den spindelförmigen Chlorophyllkörnern von *S. Kraussiana, Martensii* u. A. mehr rundliche Körner (Fig. 41, 42). Die Länge der Verbindungsstränge ist gleichfalls sehr grossen Schwankungen unterworfen; am längsten werden dieselben bei *Selag. Martensii* (Fig. 13).

Die in Rede stehenden Chlorophyllketten enthalten sehr häufig mehr oder minder reichliche Stärkeeinschlüsse. Die Stärke tritt entweder in Form sehr kleiner Körnchen *(Selag. Pallasiana)* oder in Stäbchenform auf *(S. Martensii)*. In der Regel kommen die Stärkekörner im Innern der Chlorophyllkörner vor. Bei *S. Martensii* sieht man auch rundliche Stärkekörnchen den Chlorophyllkörnern aussen anhaften (Fig. 13). Auf die Vertheilung der Stärke in der ganzen Chlorophyllkette werde ich später zu sprechen kommen.

Bei einigen *Selaginellen* wandelt sich eine kleinere oder grössere Anzahl von Chlorophyllkörnern jeder Kette in kleine Leukoplasten um. Besonders häufig tritt diese Metamorphose bei *Selag. Martensii* ein, wo ein und dieselbe Kette oft sämmtliche Uebergänge zwischen den grossen Chlorophyllkörnern und den winzig kleinen spindelförmigen Leukoplasten aufweist (Fig. 13—16). Hieraus ergiebt sich auch, dass letztere nicht etwa blos sekundäre lokale Anschwellungen der Verbindungsstränge sind. Sehr häufig sieht man die Leukoplasten paar-

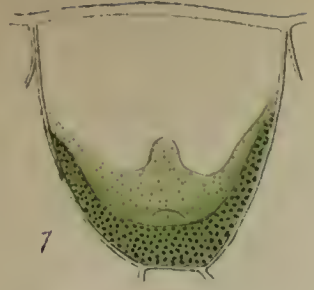
weise neben einander liegen (Fig. 14), doch blieb es mir ungewiss, ob in diesem Falle ein sich theilender Leukoplast vorlag, oder ob die beiden Hälften eines sich theilenden Chlorophyllkorns vor ihrem vollständigen Auseinanderweichen zu Leukoplasten wurden. — Fixirung mit Jodwasser und Färbung mit Gentianaviolett[1]) macht die oft winzigen Leukoplasten sehr deutlich. — Bei *Selag. Pallasiana* sind die Leukoplasten gleichfalls um vieles kleiner als die Chlorophyllkörner und gleich diesen von rundlicher Gestalt; auch enthalten sie feinkörnige Stärke (Fig. 42).

Die vorstehend beschriebene Kettenform des Chlorophyllapparates kommt auch in den Laubblättern der *Selaginellen* vor und zwar, wie schon oben erwähnt wurde, an der Basis des Blattes im eigentlichen Assimilationsgewebe *(S. Kraussiana, Martensii* u. A.), ausserdem aber auch in der typisch entwickelten Epidermis der Blattunterseite, wie beispielsweise bei *S. Kraussiana, caesia* u. A. In den gestreckten, mit geschlängelten Seitenwänden versehenen Epidermiszellen reichen die Chlorophyllketten gewöhnlich von einem Zellende bis zum anderen und sind in der Regel zickzackförmig gebrochen. In der oberen Epidermis des Laubblattes von *S. Kraussiana* besitzen die einzelnen Chlorophyllkörner der Kette eine sehr unregelmässige Gestalt und verschiedene Grösse. — Auch in den Schliesszellen der Spaltöffnungsapparate lassen sich Chlorophyllketten beobachten, vorausgesetzt, dass die Chlorophyllkörner nicht so gross und zahlreich sind, dass sie dicht neben einanderliegen. Bei *S. caesia* besitzt jede noch jüngere Spaltöffnungszelle zwei, etwas gestreckte Chlorophyllkörner, welche durch einen Verbindungsstrang miteinander verknüpft sind; zwischen den beiden Chlorophyllkörnern liegt, an den Verbindungstrang angeschmiegt und der Bauchwand genähert, der kleine rundliche Zellkern (Fig. 38). In älteren Schliesszellen sind die Ketten gewöhnlich viergliedrig.

Schliesslich muss hier noch auf eine physiologische Eigenthümlichkeit der beschriebenen Chlorophyllketten aufmerksam gemacht werden, welche darin besteht, dass wenn schädliche äussere Einflüsse, wie Druck, intensive Beleuchtung etc. auf sie einwirken, die einzelnen Chlorophyllkörner der Kette ihre meist spindelförmig gestreckte Gestalt verlieren, sich kugelig

---

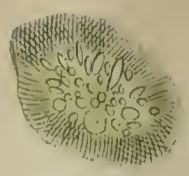
[1]) Vgl. Schimper, l. c. p. 63.



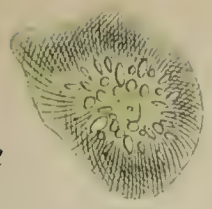
1

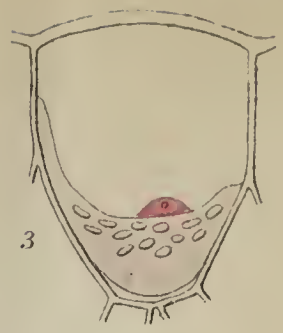


4

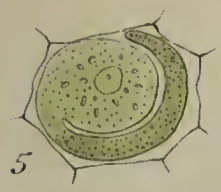


2





3



5



6



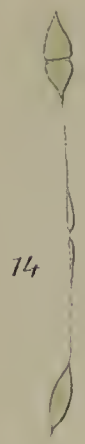
7



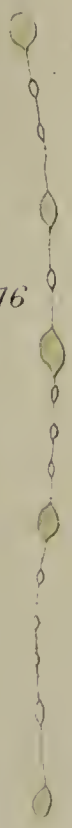
8



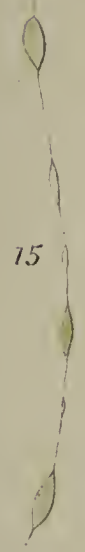
13



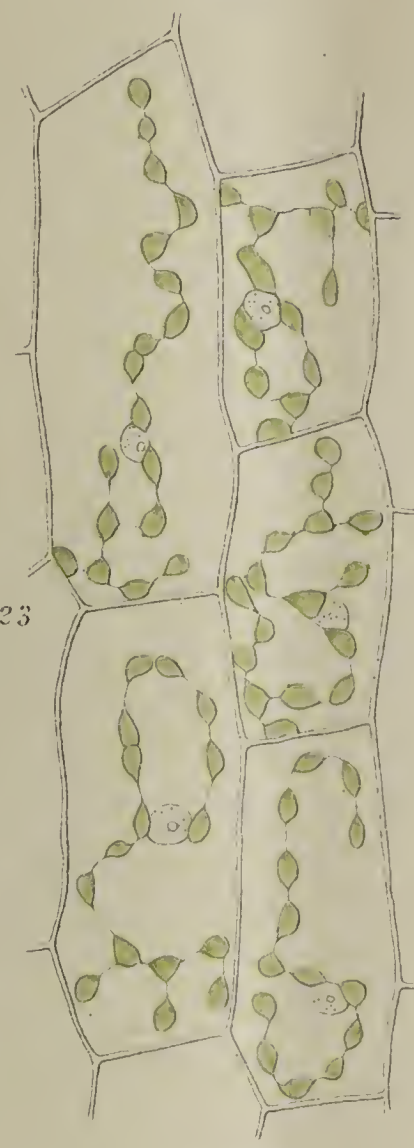
14



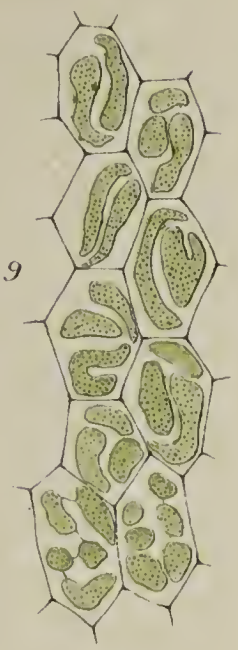
16



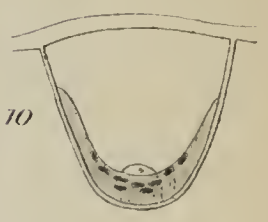
15



23



9



10



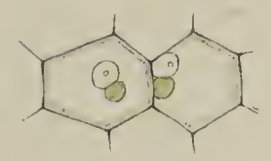
11



12



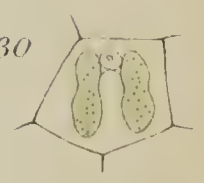
22



27



28



30



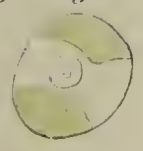
18



19



a



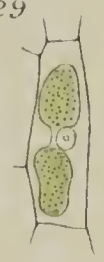
20 b



34



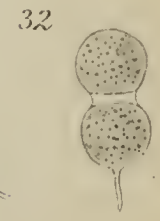
35



29



31



32



38



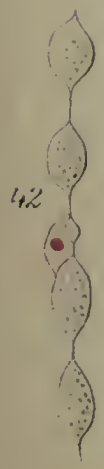
21



36



37



42



25



24



26

17



39

40

33

41

oder scheibenförmig abrunden [1]) und bis zu fast unmittelbarer Berührung zusammenrücken. Die ganze Kette erscheint in Folge dessen beträchtlich verkürzt und rosenkranzförmig. Beim Zusammenrücken der einzelnen Glieder der Kette werden ihre Verbindungsstränge nicht etwa ausgebogen, sondern gleichfalls verkürzt und scheinen schliesslich die dünnen Plasmalamellen zu bilden, welche die dicht neben einander gelagerten Chlorophyllkörner von einander trennen. Uebrigens ist dieser Punkt noch näherer Untersuchung bedürftig, gleichwie es noch fraglich erscheint, ob die derart veränderten Ketten nach Beseitigung der schädlichen Einflüsse ihre ursprüngliche Form wieder anzunehmen im Stande sind. Es ist dies zwar wahrscheinlich, doch liegt mir hierüber keine Beobachtung vor.

In seiner Monographie über die Chlorophyllkörper sucht Schimper zu zeigen, dass in den Anfangsgliedern der phylogenetischen Hauptreihen des Pflanzenreiches sich überall ein einzelnes grosses Chromatophor in jeder Zelle befindet, während in den Endgliedern, soweit dieselben überhaupt eine höhere vegetative Differenzirung aufweisen, die Zellen eine grosse Anzahl kleiner Chromatophoren enthalten.[2]) Was speciell diejenige Hauptreihe betrifft, welche nach de Bary in den Phanerogamen gipfeln würde, so findet man in derselben, wie Schimper darlegt, bis aufwärts zu *Anthoceros,* eine überraschende Gleichartigkeit der Gestalt und des feineren Baues der Chromatophoren. Fast durchgehends tritt in jeder Zelle ein einzelner grosser, muldenförmiger Chlorophyllkörper auf; „in den Zellen des Sporogonium von *Anthoceros* findet die erste Andeutung der Zersplitterung des bisher vereinzelten Chromatophors statt; die meisten Zellen desselben enthalten nämlich zwei, diejenigen der Epidermis sogar mehrere Chromatophoren, und von *Anthoceros* aufwärts sind die Chromatophoren überall in Mehrzahl in jeder Zelle vorhanden". Dass dieser letztere Satz nicht richtig ist, lehrt, wie wir gesehen haben, die Gattung *Selaginella* auf das allerdeutlichste. Dieselbe steht in der von Schimper aufgestellten phylogenetischen Entwickelungsreihe des Chromatophorensystems ebenso isolirt

---

[1]) Vgl. Schimper, l. c. p. 240.
[2]) l. c. p. 20.

als fremdartig da; der Umstand, dass bei den *Selaginellen* einerseits die Einzahl der Chlorophyllkörper in gewissen Zellen wiederkehrt, andererseits aber der feinere Bau derselben der gleiche ist, wie bei den übrigen höher entwickelten Pflanzen, — dieser Umstand trägt keineswegs dazu bei, die Sachlage klarer zu machen. Soviel ist jedenfalls sicher, dass wir das einzelne muldenförmige Chromatophor in den Trichterzellen von *Selag. Martensii, grandis* u. A. nicht ohneweiteres in einen phylogenetischen Zusammenhang mit den gleichfalls vereinzelten Chromatophoren der *Palmellaceen,* beziehungsweise der *Anthoceroten*, bringen dürfen. Oder mit anderen Worten: Es ist gänzlich ungewiss, ob alle die einzelnen Glieder der Ahnenreihe der *Selaginellen* bis abwärts zu ihren Lebermoosähnlichen Vorfahren in allen oder auch nur in bestimmten Zellen vereinzelte Chromatophoren besessen haben. Die einzelnen muldenförmigen Chlorophyllkörper können ebensogut wie die ganze eigenthümliche Ausgestaltung des Chlorophyllapparates der *Selaginellen* das Resultat einer späteren Anpassung sein; die *Selaginellen* können ebensogut von Pflanzen abstammen, deren Chlorophyllapparat in sämmtlichen Zellen bereits in mehr oder minder zahlreiche isolirte Chlorophyllkörner zersplittert war. Diese Annahme hat schon aus dem Grunde die grössere Wahrscheinlichkeit für sich, weil, soweit mir bekannt, die übrigen *Lycopodiaceen,* speciell *Lycopodium* selbst, in ihren grünen Zellen Chlorophyllkörner von gewöhnlicher Ausbildung besitzen.

II. Entwickelungsgeschichtliches.

Um die Entwickelung der Chlorophyllketten des Stengelparenchyms zu studiren, ist es nothwendig dieselben bis in das Meristem der Vegetationsspitze zurückzuverfolgen. Bei *Sel. Kraussiana,* auf welche Art sich die nachfolgenden Angaben zunächst beziehen, lassen sich mit Hilfe ausgezeichneter Immersionsobjektive ohne besondere Schwierigkeit bereits in der Scheitelregion ganz kleine, kugelige Leukoplasten nachweisen. In einer Entfernung von 0·15—0·2 mm. von der Scheitelzelle sieht man im Grundmeristem des Stengels, der hier bereits einen centralen Cambiumstrang aufweist, sehr deutlich kleine, blasse, kugel- oder dickscheibenförmige Chloroplasten auftreten. Ihr Durchmesser beträgt nicht mehr als 2—3 μ.

Jede Meristemzelle enthält blos einen einzigen Chloroplasten, welcher wandständig ist, und dem sich fast ausnahmslos der meist etwas grössere Zellkern anschmiegt (Fig. 27, 28). Letzterer ist dabei häufig ebenfalls wandständig, oder er ragt von dem an der Wand liegenden Chloroplasten aus in den Zellsaftraum hinein und ist dann durch mehrere Plasmastränge mit dem Wandbelege verbunden. Nur selten liegen Zellkern und Chloroplast nicht unmittelbar neben einander; dann sind sie durch einen Plasmastrang miteinander verbunden. In solchen Fällen treten die beiden erst später zusammen, was daraus hervorgeht, dass in älteren Stadien die Kerne den Chlorophyllketten ausnahmslos anliegen.

Nicht minder schön lässt sich das oben Gesagte in den Vegetationsspitzen von *S. Martensii* wahrnehmen.

Durch successive Zweitheilung gehen aus dem einzelnen Chloroplasten der jungen Rindenzelle sämmtliche Glieder der späteren Chlorophyllkette hervor. Man kann dies sehr schön in der innersten, an den Luftraum angrenzenden Zellschicht der Rinde beobachten. Nach der ersten Theilung des Chloroplasten bleiben die beiden sich abrundenden Hälften durch einen mehr oder minder dünnen Verbindungsstrang im Zusammenhange; der beträchtlich kleinere Zellkern liegt zwischen den beiden Chlorophyllkörnern, an den Verbindungsstrang angeschmiegt (Fig. 29). Jedes Korn theilt sich bald wieder, wobei die Theilungsebenen entweder parallel zur ersten gerichtet sind, oder mit ihr einen rechten Winkel einschliessen. Im letzterem Falle liegen dann die vier Glieder der Kette in den Ecken eines Rechteckes oder Quadrates (Fig. 30, 31). Diese Verschiedenheit in der Richtung der Theilungsebenen scheint mit der Form der ganzen Zelle im Zusammenhange zu stehen. Hat die betreffende junge Zelle bereits eine längsgestreckte Gestalt, so bleibt die Theilungsrichtung der Chloroplasten stets dieselbe, die Chlorophyllkette wird geradlinig. Ist dagegen die Zelle ungefähr eben so lang als breit, so findet durch die erwähnte Aenderung der Theilungsrichtung eine Anpassung der Form der Chlorophyllkette an die Gestalt der Zelle statt. Wie diese Anpassung vermittelt wird, ist allerdings vollkommen räthselhaft, da von einer grobmechanischen Beeinflussung der Chlorophyllkette seitens der Raumverhältnisse der betreffenden Zelle nicht die Rede sein kann.

Ich habe jetzt noch auf den Theilungsvorgang selbst mit einigen Worten zurückzukommen. Meine Beobachtungen hierüber beziehen sich wieder auf die Chlorophyllketten in der innersten Rindenschicht des Stengels von *S. Kraussiana*. — Der Theilungsvorgang wird damit eingeleitet, dass sich das betreffende Chlorophyllkorn streckt und dann in der Mitte allmälig einschnürt (Fig. 24). Das schmale Mittelstück des bisquitförmig gewordenen Kornes wird früher oder später farblos und bildet so eine gegen die beiden grünen Theilhälften mehr oder minder scharf abgegrenzte Plasmalamelle (Fig. 32, 33), welche beim Auseinanderweichen der beiden Theilhälften zu einem dünnen Strange ausgezogen wird. Bemerkenswert ist der Umstand, dass die Entfärbung des schmalen Mittelstückes auf sehr verschiedenen Stadien der Einschnürung erfolgen kann. Zuweilen ist die farblose Querzone bereits wahrnehmbar, wenn die Einschnürungsfurche noch ganz seicht ist (Fig. 32), in anderen Fällen wieder ist die Einschnürung schon sehr weit vorgeschritten, wenn das Mittelstück farblos wird (Fig. 33). Nicht selten wird dasselbe überhaupt nicht entfärbt und der in diesem Falle meist etwas dickere Verbindungsstrang zwischen den beiden auseinandergewichenen Theilhälften zeigt dann eine blassgrüne Färbung.[1])

Wie sich aus dem Vorstehenden ergiebt, kommen die

---

[1]) Der geschilderte Theilungsvorgang erinnert sehr an den von Mikosch (Oesterr. bot. Zeitschrift, 1877) beschriebenen Theilungsmodus der Chlorophyllkörner in der Luftwurzel von *Hartwegia comosa*. Aehnliche, wenn auch weniger auffallende Bilder hat Schimper (l. c. p. 191) bei *Iris germanica* beobachtet. Uebrigens ist das Auftreten einer farblosen Theilungszone zweifellos auch schon von Nägeli beobachtet worden. Derselbe hebt in der eingehenderen Beschreibung der bekanntlich von ihm entdeckten Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Theilung (Ztsch. f. wissensch. Botanik, H. 3 u. 4. 1846, p. 112) ausdrücklich hervor, dass sich das in die Länge gestreckte Mutterbläschen durch eine „Wand" theilt, und dass diese Scheidewand, welche wegen ihrer Zartheit oder schiefen Lage leicht zu übersehen ist, bereits vor der Einschnürung des Kornes vorhanden sei. — Der von Mikosch beschriebene Theilungsvorgang der Chlorophyllkörner von *Hartwegia comosa* ist, wie ich annehmen muss, keineswegs ein abweichender, isolirt dastehender Fall, sondern blos ein besonders deutliches, lehrreiches Beispiel für einen sehr häufig vorkommenden Theilungsmodus der Chlorophyllkörner, welcher durch alle Uebergänge mit der Theilung durch einfache Durchschnürung des Chloroplasten, wie sie von Schmitz (l. c. p. 91) geschildert wird, verbunden ist. Hat ja schon Mikosch selbst darauf hingewiesen, dass die farblose Theilungszone bei *Hartwegia comosa* nicht immer wahrnehmbar ist.

Chlorophyllketten der *Selaginellen* durch unvollständige Theilungen der Chlorophyllkörner zu Stande, welch letztere in jeder Zelle von einem einzigen Chloroplasten abstammen. Wenn man auf die Unvollständigkeit des Theilungsvorganges, welche darin besteht, dass der dünne Verbindungsstrang zwischen den beiden Theilhälften nicht wie sonst zerrissen wird, ein besonderes Gewicht legen will, so lässt sich, wie schon oben erwähnt wurde, auch die Auffassung vertheidigen, dass die Chlorophyllkette blos einen einzigen kettenförmig differenzirten Chloroplasten vorstellt. Immerhin hat diese Deutung aus dem Grunde etwas Gezwungenes, weil die Homologie der einzelnen Glieder der Chlorophyllkette mit isolirten Chlorophyllkörnern, wie solche ja auch bei verschiedenen *Selaginellen* zu beobachten sind, zweifellos feststeht.

Aehnliche kettenförmige Verbände von Chlorophyllkörnern mit dünnen Verbindungssträngen kommen übrigens auch bei anderen Pflanzen hin und wieder vor. So z. B. in Farnprothallien und in den Stämmchen mancher Laubmoose; doch sind hier die Chlorophyllketten blos Ausnahmsfälle.

III. Die Beziehungen der Chlorophyllkörper zu den Zellkernen.

Bereits im I. Capitel wurde hervorgehoben, dass das Interesse, welches die Chlorophyllkörper der *Selaginellen* beanspruchen dürfen, durch ihre lokalen Beziehungen zu den Zellkernen nicht unwesentlich erhöht wird.

Wenn jede Zelle des Assimilationsgewebes blos einen einzigen muldenförmigen Chlorophyllkörper besitzt, so liegt der kleine Zellkern, so viel ich beobachtet habe, ausnahmslos am Grunde der Mulde dem Chlorophyllkörper unmittelbar an. Sehr schön lässt sich dies z. B. bei *S. Martensii* beobachten, wenn man die durch Alkohol fixirten und entfärbten Präparate mit Borax-Carmin tingirt (Fig. 3). Bei *Sel. grandis* liegt der Zellkern in einer grübchenförmigen Vertiefung des Chloroplasten, welche er vollständig ausfüllt, so dass er in den Chlorophyllkörper theilweise eingesenkt ist (Fig. 40). Wenn jede Assimilationszelle zwei Chloroplasten besitzt, wie z. B. bei *S. Kraussiana, caesia, cuspidata,* so liegt der Zellkern gewöhnlich an der Grenze zwischen den beiden Chlorophyllkörpern, so dass er jeden von ihnen berührt (Fig. 36, 39). Wenn unter dem Einflusse intensiver Beleuchtung die beiden Chloro-

plasten auseinander und auf die Seitenwände hinüberrücken, wie ich dies bei *S. Kraussiana* beobachtet habe, so bleibt der Zellkern in nahezu unveränderter Lage zurück und liegt nun im farblosen Plasma am Grunde der Zelle (Fig. 20 a, b).

Nicht minder auffallend ist die konstante Anlagerung der Zellkerne an die Chlorophyllketten des Stengelparenchyms (Fig. 13, 22). Gewöhnlich sind die Kerne schon im frischen Präparate deutlich sichtbar; anderenfalls leistet Fixirung mit Jodwasser oder Alkohol und Färbung mit Borax- oder Pikrocarmin die gewünschten Dienste. Die Kerne sind rundlich, ellipsoidisch, nicht selten auch spindelförmig gestreckt und je nach des Species bald grösser bald kleiner als die Glieder der Chlorophyllkette. Die Art der Anlagerung ist eine ziemlich verschiedene. Am häufigsten liegt der Kern einem Verbindungsstrange zwischen zwei Gliedern der Kette und theilweise auch diesen letzteren an (Fig. 26). Ist der Verbindungsstrang von beträchtlicher Länge, so kann der Kern auch diesem allein anliegen. Andererseits lässt sich auch hin und wieder beobachten, dass bei gleicher Grösse des Kerns und der Glieder der Kette, der erstere blos ein einzelnes Glied derselben berührt (Fig. 25). Wenn die Ketten verbogen oder verzweigt sind, wie dies in der innersten Rindenschicht des Stengels von *S. Kraussiana* der Fall ist, legt sich sehr häufig auch noch das Endglied eines Zweiges oder der Hauptkette an den Zellkern an, der dann wie eingeklemmt aussieht (Fig. 23). Bemerkenswerth ist die Beobachtung, dass bei *Selag. Pallasiana* jenes Glied der Kette, welchem der Zellkern am vollständigsten anliegt, stets in Gestalt eines kleinen Leukoplasten erscheint (Fig. 42). Die benachbarten Glieder der Kette sind aber gewöhnlich auch dann, wenn sie der Zellkern zum Theil noch berührt, als Chloroplasten entwickelt.

Was die Lage des Kerns in Bezug auf die ganze Länge der Kette betrifft, so liegt derselbe häufig annähernd in der Mitte der Kette; ebenso oft aber ist er dem einen oder dem anderen Ende der Kette genähert; ganz am Ende habe ich ihn jedoch nie beobachtet.

Bei den *Selaginellen* finden wir nach dem Vorstehenden ein neues und besonders auffallendes Beispiel für die auch anderwärts vorkommenden lokalen Beziehungen zwischen

den Kernen und Chromatophoren.[1]) Ich habe in meiner unten zitirten Arbeit, in theilweiser Uebereinstimmung mit Klebs und Schimper, wahrscheinlich zu machen versucht, dass diese lokalen Beziehungen mit dem Einfluss des Zellkerns auf die Stärkebildung, und zwar nur auf diese, im Zusammenhange stehen. Es frägt sich jetzt, ob auch die Beobachtungen an *Selaginella* in diesem Sinne verwerthbar sind. Bei *S. Martensii* fand ich ich in den grossen muldenförmigen Chlorophyllkörpern der Trichterzellen mehr oder minder reichliche Stärkeeinschlüsse vor.[2]) Bei geringerem Stärkereichthum waren die Stärkekörnchen nicht gleichmässig im Chloroplasten vertheilt, sie traten vielmehr dicht gedrängt in der Nähe des dem Chlorophyllkörper angelagerten Zellkerns auf, während die übrigen Theile des Chloroplasten vollständig stärkefrei waren (Fig. 11, 12). In einigen Fällen konnte ich deutlich beobachten, dass die Stärkekörnchen zunächst in einfacher Lage knapp unter der Oberfläche des Chloroplasten in der Umgebung des Zellkerns auftreten und dass dann in nächster Nähe desselben die Bildung weiterer Lagen von Stärkekörnchen erfolgt (Fig. 10). In stärkereichen Chlorophyllkörpern waren die Stärkekörnchen gleichmässig vertheilt, abgesehen von den dünnen Lappen und Fortsätzen am Rande des Chloroplasten, welche ich stets stärkefrei fand. Damit soll aber nicht behauptet werden, dass in den Randtheilen Stärke überhaupt nicht gebildet werden könne.

Aus den vorstehend mitgetheilten Beobachtungen darf mit grosser Wahrscheinlichkeit gefolgert werden, dass die den muldenförmigen Chlorophyllkörpern in den Trichterzellen von *S. Martensii* anliegenden Zellkerne einen Einfluss auf die Stärkebildung ausüben. Der Zellkern erscheint gewissermassen als das Bildungscentrum eines „Amylumherdes", gleichwie das Pyrenoid im Chloroplasten von *Anthoceros* und so vielen Algen. — Auf Taf. II, Fig. 16 seiner oben zitirten Monographie bildet Schimper eine Zelle von

---

[1]) Vgl. Schimper, l. c. p. 206 ff.; ferner G. Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Lage und Funktion des Zellkernes bei den Pflanzen, Jena 1887, p. 120 ff.

[2]) Dieselben lassen sich am besten nachweisen, wenn man frische Schnitte zunächst mit Alkohol fixirt und entfärbt und dann mit Jodwasser und Jodglycerin behandelt.

der Unterseite des Thallus von *Anthoceros laevis* ab; der Zellkern liegt in dieser Figur dem Chlorophyllkörper nicht an, sondern seitlich neben demselben. Sollte es sich bestätigen, dass bei *Anthoceros* die Zellkerne den Chloroplasten, deren jeder mit einem Pyrenoid versehen ist, nicht anliegen,[1] so würde dies mit Rücksicht auf die Befunde bei *Selaginella* zu Gunsten der von Klebs ausgesprochenen Vermuthung sprechen, dass die Pyrenoide den Einfluss der Kerne bei der Stärkebildung ersetzen können.

Was den eventuellen Einfluss des Zellkernes auf die Stärkebildung in den Gliedern der Chlorophyllketten anlangt, so war ich bisher nicht im Stande, einen solchen zu konstatiren oder auch nur als wahrscheinlich hinzustellen. Entweder fand ich sämmtliche Glieder der Kette gleich stärkereich *(S. Pallasiana)* oder, wenn Unterschiede im Stärkegehalte der einzelnen Glieder deutlich nachweisbar waren, so fehlte jede Beziehung zur Lage des Zellkerns *(S. cuspidata, Martensii).* Allerdings liess sich, namentlich bei *S. cuspidata,* oft genug deutlich beobachten, dass die dem Kern zunächstliegenden Glieder der Kette auch am stärkereichsten waren, aber ebenso häufig nahm der Stärkereichthum gegen die Enden der Ketten, d. i. in grösserer Entfernung vom Zellkerne wieder zu. Oft sieht man auch da und dort in der Kette ohne jede Beziehung zur Lage des Zellkerns ein besonders stärkereiches Glied auftreten (Fig. 17). — Es wäre nun aber ein vorschneller Schluss, wenn man aus diesen Beobachtungen die Folgerung ableiten würde, dass der Kern auf die Stärkebildung in den Gliedern der Chlorophyllketten ohne Einfluss sei. Es konnte ein solcher Einfluss in den beobachteten Fällen durch den Umstand verdeckt worden sein, dass möglicherweise bereits eine sehr ungleichmässige partielle Wiederauflösung der gebildeten Stärke stattgefunden hatte. Man müsste also, um zu einwurfsfreien Ergebnissen zu gelangen, die Stärkebildung in vollkommen stärkefreien Chlorophyllketten verfolgen, wie solche im Stengelparenchym von *S. Kraussiana* zu finden sind. Ich bin aber in dieser Hinsicht über einige ergebnisslose Vorversuche nicht hinausgekommen und so bleibt die Beantwortung der Frage,

[1] Wegen Mangels an Material muss ich diese Frage einstweilen offen lassen. — Es wäre übrigens auch von Interesse, die lokalen Beziehungen der Zellkerne zu den pyrenoidführenden und pyrenoidfreien Chromatophoren der Algen genauer zu untersuchen.

ob die Anlagerung der Zellkerne an die Chlorophyllketten mit der Stärkebildung in diesen letzteren zusammenhängt, ferneren Untersuchungen vorbehalten.

Graz, im Juni 1888.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V.

Fig. 1—17: *Selaginella Martensii.*

Fig. 1. Trichterförmige Assimilationszelle des Laubblattes mit einem einzigen muldenförmigen Chlorophyllkörper. Vergr. 640.

Fig. 2. Zwei Chlorophyllkörper nach Wasserzutritt, krummradiale Streifung zeigend. V. 500.

Fig. 3. Assimilationszelle mit Chlorophyllkörper und diesem angelagerten Zellkern. Alkohol-Borax-Carminbehandlung. V. 640.

Fig. 4. Assimilationszellen nahe der Blattbasis mit je 2 Chloroplasten. V. 350.

Fig. 5 u. 6. Assimilationszellen nahe der Blattbasis mit je einem gelappten Chlorophyllkörper. V. 420.

Fig. 7. Assimilationszelle nahe der Blattbasis mit wurstförmigen, zu einer Kette verbundenen Chloroplasten.

Fig. 8. Assimilationszelle nahe der Blattbasis mit 2 Chloroplasten; einem seitenwandständigen, hufeisenförmigen und einem grundständigen, scheibenförmigen Chlorophyllkörper (vergl. Fig. 4). V. 420.

Fig. 9. Assimilationsgewebe nahe der Blattbasis, die gegen die Insertionsstelle zu immer mehr zunehmende Zersplitterung der Chloroplasten zeigend. V. 320.

Fig. 10, 11 u. 12. Chlorophyllkörper des Assimilationsgewebes; in der Nähe der ihnen anliegenden Zellkerne befinden sich dicht gedrängte Stärkekörnchen. Alkohol-Jodwasser-Jodglycerinbehandlung. V. 450.

Fig. 13. Chlorophyllkette aus dem Rindenparenchym des Stengels. V. 350.

Fig. 14, 15, 16. Theile von Chlorophyllketten; zahlreiche Glieder zu Leukoplasten umgewandelt. V. 350.

Fig. 17. Chlorophyllkette mit Stärkeeinschlüssen. V. 350.

Fig. 18—33: *Selaginella Kraussiana.*

Fig. 18. Assimilationszelle des Laubblattes mit einem eingeschnürten Chlorophyllkörper. V. 400.

Fig. 19. Assimilationszelle mit 2 Chlorophy.lkörpern. V. 370.

Fig. 20. Assimilationszelle mit 2 Chlorophyllkörpern; a bei schwacher Beleuchtung, b bei intensiverer Beleuchtung; die Chlorophyllkörper sind auseinander und theilweise auf die Seitenwände hinübergerückt. V. 400.

Fig. 21. Assimilationszelle mit 2 Chloroplasten und denselben anliegendem Kerne. Alkohol-Boraxcarminbehandlung. V. 360.

Fig. 22. Chlorophyllkette aus dem Rindenparenchym des Stengels. V. 430.

Fig. 23. Fünf Zellen der innersten, an den Interzellularraum angrenzenden Rindenschicht. Chlorophyllketten gekrümmt und theilweise verzweigt. V. 400.

Fig. 24. Theil einer Chlorophyllkette mit sich theilenden Gliedern. V. 510.

Fig. 25 u. 26. Theile von Chlorophyllketten mit anliegenden Zellkernen. V. 800.

Fig. 27 u. 28. Meristemzellen der Vegetationsspitze mit je einem kugeligen oder scheibenförmigen Chloroplasten, welchem der Zellkern anliegt. V. 600.

Fig. 29, 30, 31. Junge Zellen der innersten Rindenparenchymschicht mit in Entwickelung begriffenen Chlorophyllketten.

Fig. 32 u. 33. Theilungsstadien von Gliedern einer Chlorophyllkette.

Fig. 34 u. 35. Assimilationszellen des Laubblattes von *Selag. Willdenowii* mit je 4 Chloroplasten. V. 420.

Fig. 36 u. 37. Assimilationszellen von *S. caesia* (nahe dem Blattrande) mit je zwei Chloroplasten. (V. 570).

Fig. 38. Junger Spaltöffnungsapparat von *S. caesia.* V. 510.

Fig. 39. Assimilationszellen von *S. cuspidata* mit je 2 Chloroplasten. V. 500.

Fig. 40. Assimilationszelle von *S. grandis* mit einem einzigen Chlorophyllkörper; in einer Vertiefung desselben der Zellkern.

Fig. 41. Chlorophyllkette des Stengelparenchyms von *S. grandis.*

Fig. 42. Theil einer Chlorophyllkette des Stengelparenchyms von *S. Pallasiana.* V. 750.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: 71

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

Artikel/Article: Die Chlorophyllkörper der Selaginellen 291-308