

# Die Teilung der Proplastiden und Chloroplasten bei *Agapanthus umbellatus* l'Hérit

Von

**Ursula Fasse-Franzisket**

Aus dem Botanischen Institut der Universität Münster i. W.

Mit 25 Textabbildungen

(Eingelangt am 1. April 1955)

## I. Einleitung und Fragestellung

Seit den klassischen Untersuchungen von Nägeli (1846), Sanio (1864) und Kny (1872) über die Vermehrung der Chloroplasten ist die Frage, ob diese Gebilde Zellorganelle *sui generis* sind oder durch Neubildung aus dem Plasma oder gar durch Umwandlung aus Chondriosomen entstehen, ein Gegenstand lebhafter Diskussion gewesen. Ein entscheidender Beitrag für den Beweis der Chloroplastenkontinuität wurde in jüngster Zeit von Strugger (1950, 1953, 1954, dort auch eingehende Behandlung der Literatur) durch die Entdeckung des Primärgranums in den Plastidenanlagen (Proplastiden) geliefert. Aus diesen Ergebnissen resultierte die Frage nach der Metamorphose der Proplastiden zum somatischen Chloroplasten. Böing (1955) und Grave (1954) bestätigten durch zytomorphologische Untersuchungen, daß sich die Grana der Plastiden ausschließlich vom Primärgranum herleiten. Es blieb aber noch die Frage offen, wieweit diese neuen Kenntnisse vom Differenzierungsvorgang der formveränderlichen, unigranulären Proplastiden zu den fest strukturierten, multigranulären Chloroplasten mit den klassischen Beobachtungstatistiken über Plastidenteilung in Einklang zu bringen sind. Werden tatsächlich bei deutlich ergrüntem Chloroplasten noch Fragmentationen der ganzen Plastidensubstanz vollzogen? Zwar konnte die Durchtrennung weit fortgeschrittener Teilungsstadien von verschiedenen Autoren verfolgt werden, aber welchen Differenzierungsgrad der Feinbau der Chloroplasten beim Teilungsvollzug erreicht hatte, wurde nicht erläutert. Schon Schimper erkannte 1885, daß in einiger Entfernung vom Vegetationskegel, in der Zone, in der bekanntlich auch Wachstum und Teilung der Zellen am lebhaftesten vor sich gehen, viele Teilungsstadien der Plastiden auffindbar sind. Einen ähnlichen Hinweis geben auch Kusunoki und Kawa-

saki (1936), daß nämlich in ausgewachsenen Zellen keine Plastidenteilungen durchgeführt werden. Eine Beziehung dieser Befunde zu der Ausbildung der multigranulären Struktur oder zu der Beschaffenheit des Stromaleibes konnte seinerzeit jedoch noch nicht aufgestellt werden. Darüber hinaus interessiert die Frage, wie sich die von Strugger (1950, 1953, 1954) aufgezeigten Proplastidenteilungen zu der Gesamtteilungsrate der Plastiden verhalten. Wird auf diesem Frühstadium der Chloroplastenentwicklung die Mehrzahl der Plastidenteilungen durchgeführt bzw. angelegt, oder vollziehen die Jungchloroplasten noch lebhaftere Teilungen? Ferner war es das Ziel dieser Arbeit, in Anlehnung an die Studien über Moose von Heitz (1922) die Beziehung zwischen Differenzierung und Teilung der Plastiden zu den Entwicklungsstadien der Zellen aufzufinden. Meine Untersuchungen beschäftigten sich außerdem mit der möglichen Beeinflussung der Entwicklung und Teilung der Plastiden durch äußere Faktoren. Bisher liegt so gut wie kein Beobachtungsmaterial über den Einfluß vor, den verschieden starkes weißes Licht oder verschiedenfarbiges Licht auf die Ausbildung der Plastidenstruktur während der Ergrünung etiolierter Plastiden ausüben.

## II. Material und Methode

Das Studium der Plastidenmetamorphose und -vermehrung wurde an den Blättern von *Agapanthus umbellatus* vorgenommen. Für die geplanten Untersuchungen waren gerade die Monokotylenblätter aus mehreren Gründen besonders geeignet: Sie besitzen eine basale meristematische Zuwachszone, die während des gesamten Blattwachstums in Tätigkeit bleibt. Einzelne Zellteilungen finden auch noch in den nahen distalen Bereichen der Blattbasis statt. Dadurch sind alle Entwicklungsstadien der Blattzellen leicht zugänglich. Durch die Eigenart der Wuchsform der Pflanze bleiben die Blätter in ihrem unteren Teil verhältnismäßig lange Zeit fest zusammengelagert. Da die jungen Blätter ganz allmählich der Lichteinwirkung ausgesetzt werden, läuft die Differenzierung der Chloroplasten sehr verzögert ab. Dadurch können sämtliche Übergangsstadien von unigranulären Proplastiden der farblosen Blattbasis bis zu den funktionstüchtigen Chloroplasten der kräftig grünen Blattspreite gut untersucht werden.

Für die Untersuchungen wurden Flächenschnitte von der Blattunterseite seitlich der Mittelrippe hergestellt und in Leitungswasser eingelegt. Nach Entfernen der Interzellularluft mittels einer Wasserstrahlpumpe wurden nur solche Zellen zur Untersuchung herangezogen, deren Plasmaströmung und normales Aussehen des Kernes und der Chondriosomen die volle Vitalität der Zellen indizierten.

Als optische Ausrüstung diente ein binokulares Standard-Mikroskop (Zeiß-Winkel) GF 525. An Objektiven fanden die Achromate 40 N. A. 0,65 und die  $\frac{1}{12}$  homogene Ölimmersion N. A. 1,3 in Verbindung mit den Okularen  $8\times$  und  $12,5\times$  Verwendung. Die photographischen Aufnahmen sind mit dem Panphot (Leitz) oder mit der Leica in Verbindung mit dem Miflex-Aufsatz hergestellt worden. Diese wie auch die Handzeichnungen sind mit Ausnahme der Abb. 17 alle an lebendem, ungefärbtem Material angefertigt worden. Die Größen der Plastiden wurden durch Messung mit dem Okularmikrometer ermittelt.

Zur Feststellung der Vermehrungsrate der Proplastiden und Chloroplasten habe ich die Anzahl der Plastiden pro Zelle unter dem Mikroskop ausgezählt. Die

Auszählung konnte an farblosen postmeristematischen und an voll ausdifferenzierten Zellen des Blattmesophylls ohne Schwierigkeiten vorgenommen werden. Um nun beurteilen zu können, wieweit mit dieser Zählmethode statistisch zuverlässige Messungen gemacht werden können, wurde der subjektive Meßfehler einmal für eine farblose postmeristematische und zweitens für eine voll ergrünte Zelle ermittelt. Die jeweils gleichen Zellen wurden zehnmals ausgezählt und der mittlere Fehler einer Zählung sowie des Mittelwertes errechnet. Die Ergebnisse der Einzelauszählungen und die Rechenmethode sind in der Arbeit aufgeführt, die als Dissertation im Botanischen Institut der Universität Münster vorliegt. Für die hier ausgezählte junge Zelle mit durchschnittlich 34 Proplastiden betrug der mittlere Fehler einer Zählung  $\pm 5\%$ , der mittlere Fehler des Mittelwertes  $\pm 1\%$ . Für die ausgewachsene Zelle mit ihren durchschnittlich 124 Chloroplasten betrug der Fehler einer Zählung  $\pm 1,5\%$ , der des Mittelwertes jedoch nur  $\pm 0,4\%$ . Diese Prüfung der Zählmethode bestätigt ihre Zuverlässigkeit.

### III. Die Vermehrung der Proplastiden und Chloroplasten im Verlaufe der Histogenese von *Agapanthus*-Blättern

#### 1. Quantitative Untersuchungen zur Frage der Anzahl der Proplastiden und Chloroplasten

Jedes junge *Agapanthus*-Blatt zeigt basal einen weißen Blattabschnitt (I). Daran schließt sich ein gelbgrüner (II), der in einen hellgrünen (III) übergeht und endlich einem kräftig grünen Blattabschnitt (IV) Platz macht, dessen Färbung sich über die Blattspreite hin noch vertieft (V) (Abb. 1). Die Ausdehnung dieser Blattzonen ist sehr variabel, da sie jeweils vom Lichtgenuß und von der Jahreszeit sowie vom Blattalter abhängig ist. Werden die Blätter in ihren unteren Partien nur von den Rändern her belichtet, so zeigt es sich, daß auf einer Waagerechten von der Mittelrippe zum Blattrand die Zonen I bis IV entstehen. Es scheint demnach also nicht der Differenzierungsgrad der Zellen des Blattgewebes allein für die Zonierung verantwortlich zu sein, sondern vornehmlich die Einwirkung des Lichtes.

Tab. 1. Mittelwertstabelle. Näheres im Text.

Zone	Blatt Nr.										Mittelw. aus 10 Blättern	Mittlerer Fehler des Mittelwertes aus 10 Blättern
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
I	25,9	25,7	20,3	23,3	29,9	23,0	21,5	24,1	26,1	29,8	24,96	$\pm 1,08$
II	41,1	47,7	42,0	46,6	51,8	55,8	59,0	65,9	64,5	53,9	52,85	$\pm 2,80$
III	79,5	86,7	69,0	92,1	93,2	97,1	89,7	81,0	85,5	87,0	86,08	$\pm 2,69$
IV	98,9	118,6	97,1	111,1	121,1	131,5	95,5	101,9	113,1	109,9	109,87	$\pm 3,68$
V	101,4	119,4	94,8	110,0	122,1	129,0	96,0	99,7	114,2	106,4	109,30	$\pm 3,88$

Zur Morphologie der Plastiden in den betreffenden Blattzonen ist zu bemerken, daß in Zone I die postembryonale, unigranuläre Phase der Plastidenentwicklung auffindbar ist, die *Strugger* (1950) als Proplastiden bezeichnete. In der II. Zone liegen multigranuläre Plastiden vor, deren Grana nur wenig Pigmente enthalten und daher schwer kenntlich sind. Das Stroma ist noch amöboid und bildet häufig Fäden oder breitere Pseudopodien. An granafreien Bezirken wird seine Farblosigkeit deutlich. Die Plastiden dieser Entwicklungsstufe sind von sehr unregelmäßiger Gestalt. In der hellgrünen Zone III differenzieren sie sich zu Jungchloroplasten, deren Charakteristikum die festere, linsenförmige Gestalt ist. Die Amöboidie des Stromas ist nahezu verlorengegangen, die Grana heben sich durch reicheren Chlorophyllgehalt distinkt vom Stroma ab. Als fest strukturierte, voll funktionstüchtige Chloroplasten liegen die Plastiden in der IV. Zone vor, deren Größe und Granazahl in der V. Zone noch erheblich ansteigt (Abb. 1).

Für diese fünf Zonen wurde die Anzahl der Proplastiden und Chloroplasten bestimmt. Die Auszählungen der Plastiden wurden an zehn benachbarten Mesophyllzellen jeder Zone vorgenommen. Die aus jeweils zehn benachbarten Mesophyllzellen der einzelnen Zonen jedes Blattes gewonnenen Mittelwerte sind in Tab. 1 aufgeführt. Die Einzelzählungen sowie die eingehende Untersuchung auf statistische Realität der Differenzen der Plastidenanzahl in den Zonen I bis IV sind in der Dissertationsschrift im Botanischen Institut der Universität Münster niedergelegt. In die mittleren Fehler des definitiven Mittelwertes aus zehn Blättern sind die mittleren Fehler aus den Streuungen um den individuellen Fehler des Mittelwertes der Einzelzählungen eines Blattes eingerechnet. Wie Tab. 2 zeigt, liegt die dreifache Größe der mittleren Fehler der Differenzen zwischen den

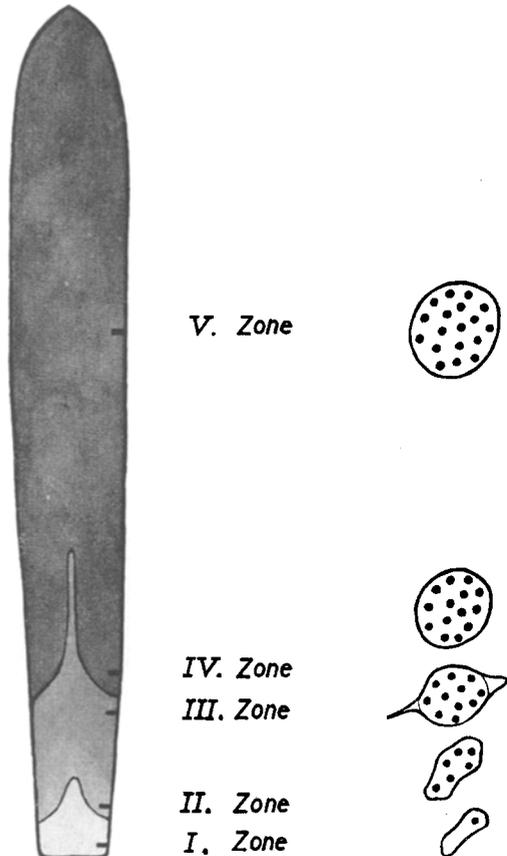


Abb. 1. Der Entwicklungsgradient im jungen *Agapanthus*-Blatt. Rechts: Darstellung des Differenzierungsgrades der Plastiden in den betreffenden verschiedenen pigmentierten Zonen.

Zonen I bis IV unter der Größe der jeweiligen Differenz. Der Unterschied in der mittleren Plastidenzahl zwischen Zone IV und V dagegen liegt weit unter der statistischen Streuung der einzelnen Mittelwerte, woraus geschlossen werden kann, daß die Plastidenzahl in beiden Zonen praktisch gleich ist. Dadurch ist eindeutig der Beweis erbracht worden, daß sich die Vermehrung der Plastiden nur während der Plastidenmetamorphose vollzieht.

Tab. 2. *Mittlere Differenzen zwischen den Zonen bei allen zehn Blättern.*

	Mittlere Differenz bei allen 10 Blättern	Mittlerer Fehler der Differenz	3mal mittlerer Fehler der Differenz
△ I—II	27,89	± 3,00	9,00
△ II—III	33,23	± 3,88	11,64
△ III—IV	23,79	± 4,56	13,68
△ IV—V	0,67	± 5,53	16,59

Zur Untersuchung gelangten junge, mittellange und ausgewachsene Blätter. Während bei den Blättern 1 bis 4 die Zellkomplexe regellos dem Blattgewebe der einzelnen Zonen an der Blattunterseite entnommen waren, erfolgte bei den Blättern 5 bis 10 die Wahl der Zellen nach folgender topographischer Festlegung: Beim 5. und 6. Blatt wurden in allen Zonen 10 Zellen einmal von der Blattunterseite und zum anderen von der Blattoberseite zwischen der 2. und 3. Leitbündelbahn vom Blattrande her ausgezählt. Das untersuchte Zellenmaterial des 7. bis 10. Blattes unterlag insofern einer Selektion, als für sie die Größe der Zellen entscheidend war. Die Auszählungen beim 7. Blatt wurden in der 2., beim 8. Blatt in der 3. und beim 9. Blatt in der 4. subepidermalen Zellschicht von der Blattunterseite her angestellt. Die mittlere Zellgröße jeder Zone zeigt eine Zunahme von der 2. zur 4. Zellschicht. Beim 10. Blatt wurden in allen Zonen nur Zellen etwa gleicher Größe ausgezählt.

In der Zone II ist die Streuung der Einzelzahlen am größten. Die Differenz der Mittelwerte erreicht zwischen den Zonen II und III den höchsten Wert. Daraus kann gefolgert werden, daß die Plastidenteilungen in der II. Zone sehr intensiv vor sich gehen. Die Blätter 1 (27 cm) und 3 (20 cm) erreichten in den Zonen IV und V nur eine relativ geringe Gesamtzahl an Chloroplasten. Die gleich langen Blätter 2 (28 cm) und 4 (17 cm) waren breiter als 1 und 3 und zeigten auch eine relativ höhere Gesamtzahl der Chloroplasten je Zelle in den Zonen IV und V. Da die breiteren *Agapanthus*-Blätter größere Zellen besitzen als die schmalen Blätter, ist anzunehmen, daß die Zellgröße möglicherweise für die endgültige Chloroplastenzahl entscheidend ist. Beim 10. Blatt sind nur Zellen etwa gleicher Größe ausgezählt worden. Die Streuung der Plastidenzahl in den jeweiligen Zonen war relativ gering, da ein wesentlicher Variabilitätsfaktor, die unterschiedliche Zellgröße, weitgehend ausgeschaltet wurde. Die Zählungen wur-

den beim Blatt 6 an Gewebeschnitten von der Blattoberseite vorgenommen. Die endgültige Chloroplastenzahl pro Zelle ist im Palisadenparenchym größer als im Schwammparenchym, wie der Vergleich mit dem etwa gleich langen und breiten Blatt 5 zeigt.

## 2. Die Beziehung der Metamorphose und Teilung der Plastiden zum Streckungswachstum der Zellen

Die Tatsache, daß die Metamorphose und Teilung der Plastiden in der basalen Blattregion vor sich gehen, läßt einen Zusammenhang mit dem Zellwachstum vermuten. Zur Klärung dieser Frage wurden die Mittelwerte (aus jeweils zehn benachbarten Zellen) der Anzahl und Größe der Proplastiden und Chloroplasten mit der Länge und Breite der entsprechenden Mesophyllzellen verglichen. Die Untersuchungen wurden a) an jungen *Agapanthus*-Blättern von 6 bis 13 cm Länge, b) an frei präparierten, kleinen Blättchen von 1 bis 5 cm Länge und c) an etiolierten Blattbasen ausgewachsener Blätter vorgenommen.

Zu a) Der Verlauf der Kurven in Abb. 2 und 3 läßt darauf schließen, daß die Differenzierung der Plastiden relativ nahe dem Blattgrunde einsetzt. Es handelt sich um eine junge Pflanze, deren wenige ausgewachsene Blätter nicht allzu dicht die jüngeren umschließen, so daß durch die Lichtwirkung bereits der basale Blattanteil ergrünen kann. Bei 5 bis 6 cm Entfernung von der Blattbasis ist die Vermehrungsrate abgeschlossen (2). Die Größenzunahme der Chloroplasten läuft der Plastidenentwicklung parallel (3). Für die Blattbasis fehlen die Größenangaben der Plastiden, da sie dort als amyloplastische Proplastiden vorliegen, deren schwankender Stärkegehalt keine zuverlässige Messung zuläßt. Auch das Zellwachstum ist bei 6 cm Entfernung von der Blattbasis im großen und ganzen abgeschlossen (4). Die anfänglich 20 bis 25  $\mu$  langen Meristemzellen haben sich schon bei 2 cm Abstand vom Blattgrund um fast das Doppelte ihrer Längenausdehnung gestreckt. Dieses führt zu der Auffassung, daß das Maximum der Zellstreckung der Hauptvermehrung der Plastiden vorausläuft.

Dieser Befund wird besonders deutlich, wenn die prozentualen Anteile der Zellstreckung, der Plastidenvermehrung und Plastidengröße in einem Koordinatensystem zusammen aufgetragen werden (Abb. 5). Die hier aufgezeichneten Werte wurden an einem 7,0 cm langen Blatt einer kräftigen *Agapanthus*-Pflanze gewonnen. Sie sind in Prozenten von der Gesamtgrößenzunahme der Zellen und Plastiden sowie von der Plastidenvermehrungsrate pro Zelle dargestellt.

Während das Wachstum der Moos-Chromatophoren nach Heitz (1922) parallel der Streckung der Zellen verläuft, fallen demnach bei *Agapanthus* die Maxima der Größenzunahme der Chloroplasten und der Hauptvermehrung zusammen. Diese werden aber erst erreicht, nachdem schon bei 2 cm Entfernung von der Blattbasis — im untersuchten Fall — die Zellstreckung ein deutliches Maximum aufweist. Im Gegensatz zu der Entwicklung der Moos-Chromatophoren, die kein Wachstum mehr nach Abschluß der Vermehrung zeigen (Heitz), wurde bei den

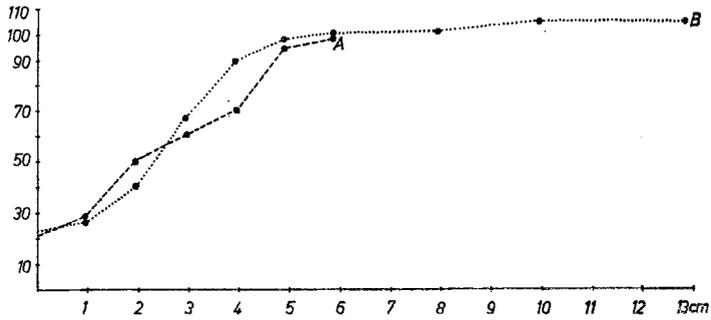


Abb. 2. Die Anzahl der Proplastiden und Chloroplasten.

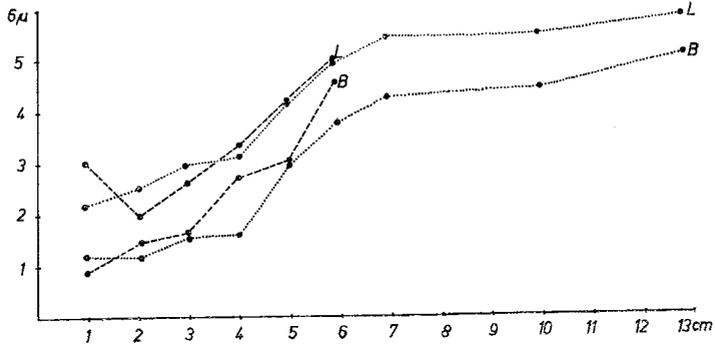


Abb. 3. Die Länge und Breite der Plastiden.

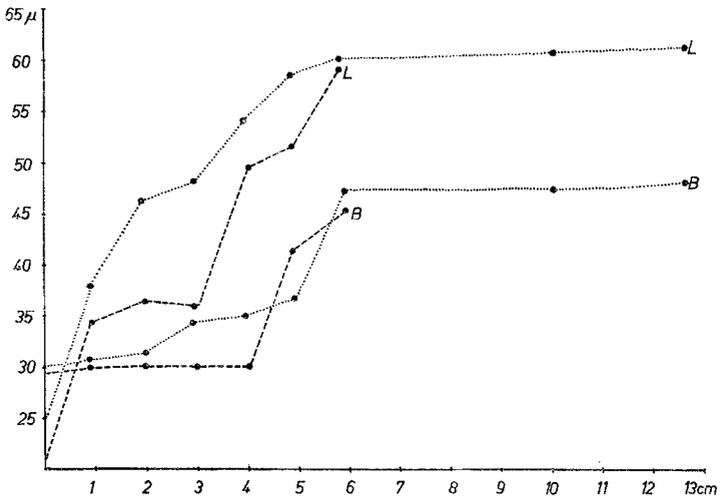


Abb. 4. Die Länge und Breite der Zellen.

Abb. 2, 3 und 4. Die Werte für ein 6 cm langes und 1,5 cm breites Blatt (A) und für ein 13 cm langes und 2 cm breites Blatt (B) derselben Pflanze. Auf den Abszissen ist der Abstand von der Blattbasis in Zentimetern angegeben. Die Ordinaten zeigen in Abb. 2 die Anzahl, in Abb. 3 die Länge (L) und die Breite (B) der Plastiden in Mikron. In der Abb. 4 zeigen sie die Länge (L) und die Breite (B) der Zellen ebenfalls in Mikron an.

*Agapanthus*-Chloroplasten auch nach Abschluß der Vermehrung ein weiteres Wachstum festgestellt.

Zu b) Nach diesen Beobachtungen wäre anzunehmen, daß ein ganz bestimmter entwicklungsphysiologischer Zustand der Zellen erreicht sein müßte, bevor die Metamorphose der Plastiden einsetzen kann. Zur Untersuchung der Frage, ob eine derartige Voraussetzung besteht, wurden Beobachtungen an frei präparierten, also dem Licht

ausgesetzten, sehr kleinen *Agapanthus*-Blättchen, die an der Pflanze belassen waren, angestellt. Dabei fand sich, daß während der Zellteilung und -streckung die embryonale Plastidenphase nicht erhalten bleibt, sondern daß durch den Lichtgenuß schon am Blattgrund die Ausbildung der multigranulären Struktur und die Pigmentsynthese einsetzt.

Ein Blättchen von 30 mm Länge und 8 mm Breite wies beispielsweise bei einer durchschnittlichen Zellgröße von nur  $37 \times 37 \mu$  die Anzahl von 60 bis 75 Jungchloroplasten pro Zelle auf, mit einer Größe von  $3 \times 2 \mu$ .

Zu c) Die Untersuchungen der basalen etiolierten Region von drei verschiedenen ausgewachsenen Blättern kräftiger *Agapanthus*-Pflanzen führten zu dem in Tab. 3 aufgestellten Ergebnis. Aus der Tabelle geht hervor, daß die Zellen durch den Lichtabschluß stark in die Länge gestreckt sind. Die Werte über die Anzahl und Größe der darin befindlichen Plastiden lassen aber auf ihren postembryonalen Charakter schließen.

Bei *Agapanthus umbellatus* geht demnach beim Blattwachstum die Differenzierung der Zellen der der Plastiden voraus. Wird durch die Umweltbedingungen die Möglichkeit des Ergrünnens früher gegeben, so setzt die Entwicklung zum somatischen Chloroplasten während des Zellwachstums oder im Extrem sogar im postmeristematischen Gewebe ein, wie es auch beim Vegetationskegel von Dikotylen zu beobachten ist.

Daraus läßt sich schließen, daß der Lichtgenuß der ausschlaggebende Faktor für die Metamorphose der Plastiden sein muß. Weder der Entwicklungszustand der Zellen noch die Größe der Proplastiden scheinen einen wesentlichen Einfluß auf die Plastidendifferenzierung und -teilung zu besitzen.

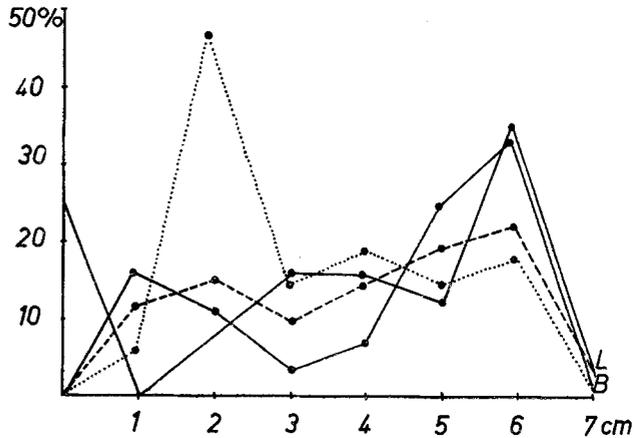


Abb. 5. ---- Vermehrungsrate der Chloroplasten, ..... Streckungswachstum der Zelle, ——— Längenzunahme der Chloroplasten (L), ——— Breitenzunahme der Chloroplasten (B).

Tab. 3. Zellgröße, Plastidenzahl und -größe in der etiolierten Blattbasis ausgewachsener Blätter.

Blattgröße	Zellgröße	Plastidenzahl	Plastidengröße
40,0 cm lang, 3,4 cm breit	105 × 40 $\mu$	21	3,0 × 1,8 $\mu$
	107 × 44 $\mu$	30	
	130 × 43 $\mu$	27	
	100 × 47 $\mu$	25	
	155 × 43 $\mu$	30	
37,0 cm lang, 2,4 cm breit	140 × 52 $\mu$	38	2,8 × 1,6 $\mu$
	85 × 52 $\mu$	26	
	130 × 50 $\mu$	31	
	140 × 50 $\mu$	35	
	110 × 43 $\mu$	27	
56,0 cm lang, 3,0 cm breit	100 × 43 $\mu$	23	3,9 × 2,0 $\mu$
	85 × 36 $\mu$	20	
	71 × 53 $\mu$	23	
	100 × 47 $\mu$	22	
	115 × 46 $\mu$	26	

Zu einem ähnlichen Schluß kam Heitz (1922) bei seinen Untersuchungen an *Funaria*- und *Mnium*-Arten. Aus der Tatsache, daß die Zellen dieser Moosarten in Dunkelkulturen langgestreckt sind und verhältnismäßig wenig Plastiden enthalten und daß die Chloroplasten in ausgewachsenen Zellen abgetrennter Blätter sich erneut teilen, folgerte er, daß „die Verknüpfung zwischen Chloroplastenteilung und Zellstreckung keine unbedingte ist“.

#### IV. Der Teilungsvorgang bei Proplastiden und Chloroplasten

##### 1. Die Teilung der Proplastiden

Die einzelnen Stadien der Proplastidenteilung an einem Objekt zu verfolgen und damit die für die gesamte Teilung beanspruchte Zeit festzustellen, ist wegen mangelnden Kultivierungsmöglichkeiten von Gewebeschnitten nicht durchführbar. Selbst die fertigen Chloroplasten zeigen bei der Dauerbeobachtung — wie noch erläutert wird — in gut vitalen Zellen von Schnittpräparaten nach 2 bis 3 Stunden bereits die ersten Degenerationserscheinungen. Diese hochgradige Empfindlichkeit der Plastiden gegenüber Änderungen äußerer Einflüsse, die durch die Isolation von Gewebekomplexen hervorgerufen wird, tritt in verstärktem Maße bei den Proplastiden in noch wachsenden Zellen in Erscheinung. Die beginnende Schädigung der Plastiden zeigt sich darin, daß die starke Formveränderlichkeit des Stromas allmählich nachläßt und mehr und mehr eine Abkuglung eintritt.

In einem Fall ist es mir gelungen, durch fast zweistündige Beobachtung eines in den Grana ergrünten, bereits tief eingeschnürten Teilungsstadiums den endgültigen Teilungsvollzug zu verfolgen (Abb. 6). Es ist zu beob-

achten, daß das Stroma einen ständigen Formwechsel vollzieht. Dadurch verschieben sich die Insertionsstellen des Verbindungsfadens am Stromarand.

An die Frage nach der Proplastidenteilung schließt sich die Frage nach ihrer Synchronisierung mit der Kern- und Zellteilung an. In der einschlägigen Literatur finden sich widersprechende Angaben. Nach Heitz (1922, 1925) vollziehen sich bei Bryophyten die Plastidenteilungen während der Prophase der Karyokinese. Dagegen stellten Sapěhin (1911) und Kiyohara (1932) allgemein fest, daß erst nach Vollendung der Kernteilung eine intensive Plastidenvermehrung einsetzt. Außer den Befunden an Algen und bestimmten Bryophyten (*Anthoceros*, Scherrer 1915,

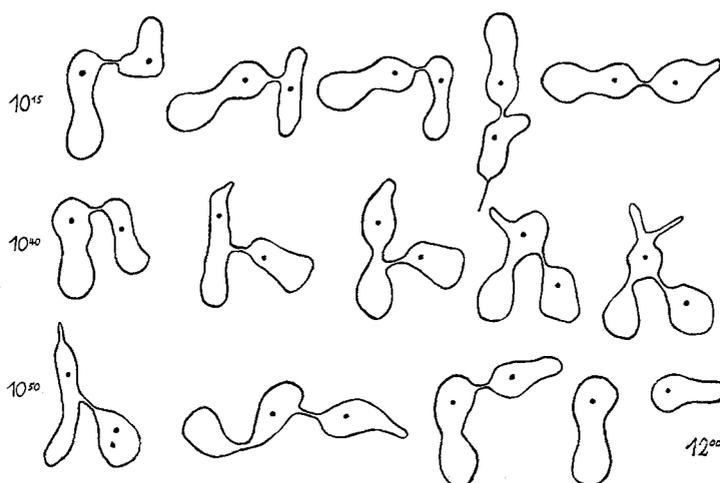


Abb. 6. Der Teilungsvollzug einer bigranulären Proplastide.

Sporogenese bei *Polytrichum*, Weier 1931) nimmt Dangeard (1947) an, daß die Plastidenteilungen ohne Regelmäßigkeit und ohne direkte Verbindung mit der Zytogenese verlaufen. Neuerdings konnte Strugger (1953, 1954, 1955) an Hand von Mikroaufnahmen zeigen, daß bei der Metaphase, Anaphase und Telophase die Proplastiden an den Spindelpolen verteilt sind, wodurch „eine gleichmäßige Versorgung der Tochterzellen mit Proplastiden gewährleistet ist“.

Auf Grund meiner Untersuchungen liegt in meristematischen Zellen eine Ansammlung der Proplastiden um den relativ großen Kern vor. Da es sich zumeist um amyloplastische Proplastiden handelt, ist die Unterscheidung des einzelnen Proplastiden und damit die Feststellung ihrer Anzahl pro Zelle sehr schwierig. In seltenen Fällen fand ich jedoch auch stärkefreie Plastidenanlagen im Meristem. Ihre Auszählungen ergaben die niedrigsten Gesamtwerte, die überhaupt in Blattzellen von *Agapanthus* anzutreffen waren. Ich fand 14 bis 25 Proplastiden je Zelle. In den sich teilenden Zellen der meristematischen Blattzone konnte ich die gleichen Zahlen feststellen. Es ist zu beobachten, daß während der Anaphase sich die Proplastiden

annähernd gleichmäßig auf die Tochterzellen verteilen (vgl. Strugger 1954).

Da es auf statistischem Wege nicht möglich ist, über die Anzahl der Proplastiden in meristematischen Zellen zuverlässige Aussagen zu machen, kann nicht entschieden werden, ob die Proplastidenteilungen parallel der Zellteilung verlaufen oder ob sie sich während der Ruhekernphase vollziehen. Da in den Zellen, die einen Ruhekern besitzen, mehr Teilungsstadien der Plastiden anzutreffen sind als in den sich teilenden Zellen, ist es wahrscheinlich, daß die Mehrzahl der Proplastidenteilungen nicht der Zellteilung parallel verläuft. Da die Meristeme der Blattbasen fortwährend Kern- und Zellteilungen durchführen und in jeder neu gebildeten Zelle etwa 20 Proplastiden anzutreffen sind, muß auf jeden Fall zur Aufrechterhaltung des embryonalen Plastidensatzes die Teilungsrate der unigranulären Proplastiden sehr hoch sein. Diese Teilungsrate ist nur auf Grund von theoretischen Überlegungen annähernd zu ermitteln, nämlich dann, wenn die Zellteilungsrate bekannt ist. Nach Küster (1951) läßt sich für massive Gewebekörper die Schnelligkeit des Mitoseablaufs nur schätzungsweise errechnen. Dagegen geben andere Autoren genaue Werte für eine ganze Zyklusdauer, d. h. Ruhekern und Mitose, an. Laughlin (1919) stellte für die Dauer der Kernteilung bei Wurzelspitzen von *Allium cepa* 97 Minuten und für die Ruheperiode 195 Minuten bei 10° C fest. Nach Reiter und Gabor (1928) beträgt die Zyklusdauer 5,5 Stunden. Marshak (1937 b) fand gleichmäßig bei *Allium*, *Pisum*, *Vicia* und *Solanum* die Dauer auf 2,5 bis 3 Stunden begrenzt. Nach diesen Literaturangaben beansprucht eine einzelne Karyokinese im Meristem mit anschließender Ruheperiode bis zum Beginn der folgenden Teilung im Höchsthfall 5 Stunden. Während dieser Zeit muß sich das gesamte Plastidom der sich teilenden Zelle mindestens verdoppelt haben.

## 2. Die Morphologie der Teilung der multigranulären Plastiden

Bei der Ergrünung und Ausbildung der multigranulären Struktur werden die Plastiden von einer regelrechten Teilungswelle erfaßt. Dabei ist die Regel, daß im Durchschnitt fast die Hälfte der Plastiden mediane Einschnürungen aufweist. In manchen Zellen ist sogar kaum ein nicht in Teilung befindliches Plastid anzutreffen. Normalerweise wächst ein sich zur Teilung anschickendes Plastid zunächst in die Länge. Dann bildet sich in der Mittelzone eine Einschnürung, die sich beim Fortgang der Teilung vertieft, bis schließlich zwei gleich große Plastiden getrennt nebeneinander liegen. Das Plastidenstroma ist während dieser Entwicklungsphase noch amöboid. Die Grana zeigen in Profilansicht noch nicht die von Strugger (1951) beschriebene Geldrollenanordnung. Es sind erst wenige Schichten ausgebildet. Wie die quantitativen Untersuchungen ergaben, wird durch intensive Teilung dieser multigranulären Plastiden im wesentlichen die endgültige Größe der künftigen Chloroplastenzahl pro Zelle erreicht.

Während der Ablauf dieser Teilungswelle durch die Lichteinwirkung ihren Anstoß erhält, fanden die noch lebhafter sich vollziehenden Teilun-

gen der unigranulären Proplastiden im Meristem unter Lichtabschluß statt.

Bei meinen Bemühungen, an einem Objekt sämtliche Stadien der Teilung eines multigranulären Plastiden zu verfolgen, stellten sich die gleichen Schwierigkeiten ein wie bei den Versuchen, den Ablauf einer Proplastidenteilung zu beobachten. Ob die Untersuchungen in verschiedenen molaren Mono- oder Disaccharidlösungen oder in K n o p scher Nährlösung mit oder ohne Zuckerzusatz vorgenommen wurden, immer machte sich an

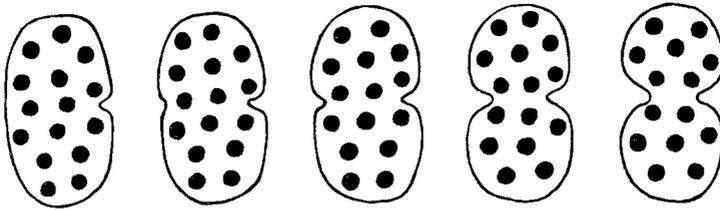


Abb. 7. Der Beginn der Einschnürung einer multigranulären Plastide.

den Plastiden nach wenigen Stunden schon, trotz lebhafter Plasmaströmung, die Tendenz zum Rückgängigmachen der eingeschnürten Teilungsformen bemerkbar. Dieser schädigende Einfluß auf die Plastiden stellte sich in gleicher Weise ein, wenn die Schnittpräparate in der feuchten Kammer oder unter dem Deckglas, das wegen Verdunstung des Mediums mit reinem Paraffinöl umrandet war, kultiviert wurden. Gegenüber der Kultivierung der Gewebeschnitte in Leitungswasser konnte unter den aufgezeigten Bedingungen keine bessere Untersuchungsmöglichkeit festgestellt werden. Aus diesem Grunde mußten sich die Dauerbeobachtungen auf einzelne Phasen des Teilungsvollzuges an verschiedenen Objekten beschränken.

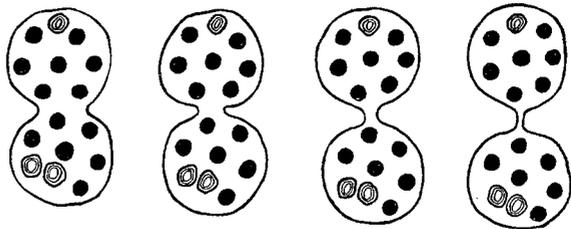
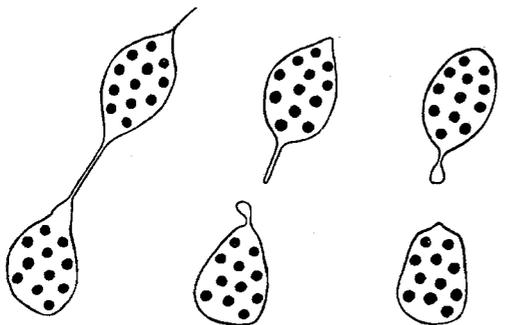


Abb. 8. Einengung des Mittelstückes.

Der Beginn einer Plastidenteilung durch Einschnürung wurde an einem bereits in der Längsrichtung gestreckten Plastid beobachtet und während  $1\frac{1}{2}$  Stunden die deutliche beiderseitige Einschnürung verfolgt (Abb. 7). An einem anderen Plastid gelang mir in einstündiger Beobachtung, die Einengung des Isthmus zu einem farblosen, schmalen Verbindungsstück zu sehen (Abb. 8). Im Gegensatz zu den wandernden Ansatzstellen des Verbindungsfadens bei weit fortgeschrittenen Teilungsstadien unigranulärer Proplastiden muß das Stroma bei den multigranulären Formen fester strukturiert sein, da die Lage der Tochterplastiden zueinander konstant ist. Nur ein Verkürzen und wieder Längerwerden des Fadens ist manchmal zu beobachten.

Nach Kiyohara (1932) und Kusunoki und Kawasaki (1936) tritt die letzte Phase der Plastidentrennung bei *Hydrilla verticillata* bzw.



*Utricularia vulgaris* nur nachts auf. An *Agapanthus*-Plastiden wurde mehrmals das Zerreißen des verbindenden Stroma-fadens bei Tage beobachtet. In Abb. 9 sind die letzten Stadien einer Teilung festgehalten. In Sekundenschnelle verkürzten und verbreiterten sich die Fadenhälften und wurden ins Stroma eingezogen. In einem anderen Fall (Abb. 10) wurde

Abb. 9. Das Zerreißen des Verbindungsfadens.

das Zerreißen eines breiteren, farblosen Mittelstückes beobachtet. Auch diese farblose Substanz war nach kurzer Zeit dem Plastidenstroma einverleibt worden.

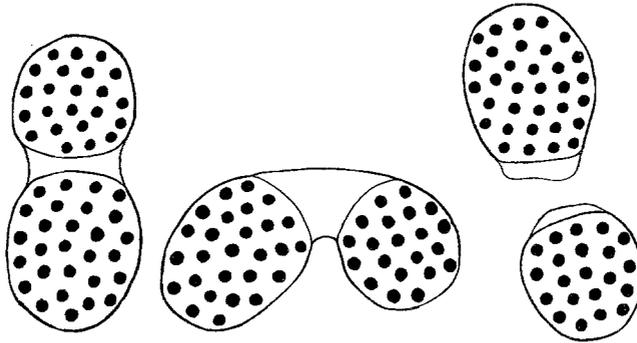


Abb. 10. Die Durchtrennung des Zwischenstückes.

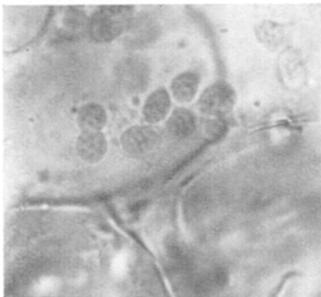


Abb. 11. Beginnende Einschnürung. Lebend, ungefärbt. Vergr. 1000 $\times$ .



Abb. 12. Beginnende Zwischenzonenbildung. Lebend, ungefärbt. Vergr. 1600 $\times$ .

Die weiter differenzierten Jungchloroplasten haben noch im geringen Umfange die Fähigkeit, sich zu teilen. Ihre festere Gesamtstruktur prägt sich darin aus, daß sich eine median verlaufende Ringfurche bildet

(Abb. 11), die aber bei einer mehr oder weniger tiefen Einschnürung eine farblose Stromasubstanz zwischen den beiden Tochterplastiden zurückläßt (Abb. 12), so daß immer deutlicher das granaführende Stroma von dem farblosen, granafreien Stroma abgesetzt wird (Abb. 13). Da letzteres zur Vakuolenbildung neigt, muß es von flüssigerer Konsistenz sein. Ist die

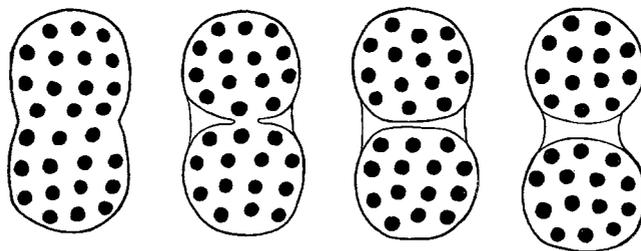


Abb. 13. Die Bildung der farblosen Zwischenzone.

Mittelzone einmal ausgebildet, so kann die Durchteilung als vollzogen betrachtet werden (Abb. 14 und 15). Bis zur endgültigen Trennung verstreicht meist geraume Zeit. Dabei wird die Mittelzone etwas in die Länge gezogen, indem sie sich verschmälert, bis sie schließlich zerreißt. Nach ihrer Durchtrennung werden allmählich die Stromafortsätze der Tochterplastiden eingezogen.



Abb. 14. Vollzogene Zwischenzonenbildung. Lebend, ungefärbt. Vergr. 1000 $\times$ .

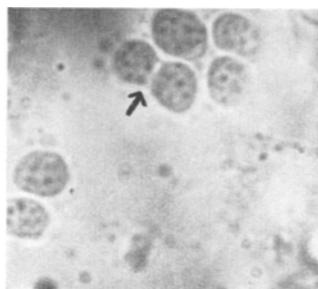


Abb. 15. Vollzogene Zwischenzonenbildung. Lebend, ungefärbt. Vergr. 1000 $\times$ .

Aus diesem morphologischen Bild der Plastidenteilung läßt sich schließen, daß die Viskosität des Stromas im Laufe der Plastidenentwicklung zunimmt. Ebensovohl der Ablauf der Teilung wie die Plastidenformen weisen darauf hin, daß von den gering viskösen, amöboid beweglichen Proplastiden eine sukzessive Viskositätssteigerung des Stromas stattfindet. Es ist nicht anzunehmen, daß diese Viskositätssteigerung des Stromas das Resultat eines Wasserentzuges ist, sondern daß sie durch zunehmende Strukturierung des Stromas hervorgerufen wird. Hierfür sprechen auch die Untersuchungen Struggers (1951) und die elektronenoptischen Befunde von Cohen und Bowler (1953) und von Steinmann (1953), die eine Lamellierung des Chloroplastenstromas nachweisen konnten.

Bei den weitaus meisten Fragmentationen der Plastiden findet eine Durchschnürung in zwei gleich große Tochterplastiden statt. Von dieser Regel weichen einige der beobachteten Teilungsformen ab (Abb. 16). Bei den gelegentlich auftretenden Teilungsbildern erscheinen am häufigsten inäquale Einschnürungsstadien. Bei ihnen hat sich die Teilungsebene nicht median gebildet, sondern sich polwärts verlagert (Abb. 17). Seltener sind Plastiden auffindbar, die zwei Teilungsebenen aufweisen, also in drei

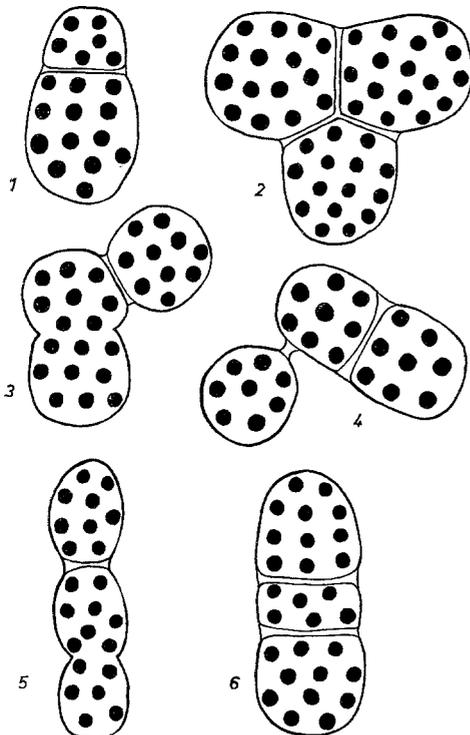


Abb. 16. Anomale Teilungsformen.

Tochterplastiden zerfallen. Die Einschnürungen sind entweder gleich (Abb. 16, 2) oder ungleich weit entwickelt (Abb. 16, 3). Bemerkenswert ist, daß die Teilungsebenen nicht immer senkrecht zur Längsausdehnung des Plastiden verlaufen. An den Teilungsfiguren (Abb. 16, 3, 4 und 5) wird deutlich, daß den Einschnürungen keine bestimmte Richtung vorgegeben ist.

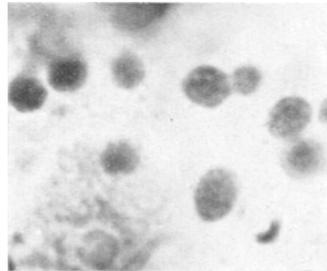


Abb. 17. Inäquale Teilung.  
Lebend, ungefärbt.  
Vergr. 1600X.

An den Chromatophoren von *Funaria hygrometrica* beobachtete Heitz (1922), an denen von *Bryopsis*-Schläuchen Küster (1937) und an den Chloroplasten in *Equisetum* Prothallien Reinhard (1933) die Zerlegung der Plastidensubstanz in drei oder mehr Portionen. Bei Monokotylen tritt nach meinen Untersuchungen in ähnlicher Weise eine „multiple Teilung der Chloroplasten“ auf — wie auch Maige (1928) berichtet —, aber mehr als drei Teilgebilde konnte ich nie auffinden. Entgegen den von Haberlandt (1888) an *Selaginella* beschriebenen Plastidenketten, die durch synchrone Teilung entstanden sind, erfolgt die Teilung der Chloroplasten bei höheren Pflanzen asynchron. Die Teilungsstadien der Plastiden einer Zelle sind immer ungleich weit entwickelt.

Die Befunde von Mikosch (1877), A. Meyer (1883), Schimper (1885) und Küster (1904) sprechen für das Vorhandensein zweier

Teilungsmodi der Plastiden. „Außer diesen Chlorophyllkörnern“, berichtet Mikosch, „welche sich durch den geschilderten Teilungsvorgang (Zwischenzonenbildung) vermehren, finden sich noch andere, die durch ihre Größe und schwache Konturierung sich von ersteren unterscheiden. Auch diese teilen sich, jedoch nicht durch Zurückziehung ihres Chlorophylls an zwei Pole, sondern durch gewöhnliche Einschnürung, die entweder den ganzen Querschnitt entlang oder nur einseitig erfolgt.“ Bei den durch ihre „Größe und schwache Konturierung“ gekennzeichneten Plastiden haben Mikosch zweifellos jüngere Chloroplasten vorgelegen, die sich immer nur durch direkte Durchschnürung vermehren.

Bei der Ausbildung der farblosen Zwischenzone kommt es nicht, wie Mikosch es beschreibt, zu einer Verlagerung der chlorophyllführenden Grana an die Pole oder zu einer geradlinigen Scheidewandbildung (Nägeli 1864, Emberger 1927). Die mehr oder weniger deutliche Farblosigkeit der Mittelzone sich teilender Jungchloroplasten kommt dadurch zustande, daß nach meist anfänglicher Anlegung schmaler Ringfurchen die mittlere Stromapartie immer mehr ausgezogen wird, bis ihre Durchtrennung erreicht ist.

Die klassischen Beobachtungen der Teilungsformen der Chloroplasten werden vom Standpunkt unserer heutigen Kenntnis vom Entwicklungsgang der Plastiden in ein neues Licht gerückt. Die viel beschriebenen Teilungen der Jungchloroplasten stellen im Hinblick auf den Gesamtplastidengehalt pro Mesophyllzelle — von den Proplastidenteilungen ganz abgesehen — sicherlich nur einen geringen Anteil dar.

Die Tatsache, daß die noch amöboid veränderlichen Plastiden lebhaftere Teilungen durchführen, könnte mit der Annahme eines lamellären Feinbaues der Chloroplasten (Strugger 1951, Steinmann 1953) im Einklang stehen. Während der frühen Entwicklungsphase, in der die Plastiden noch lebhaftere Teilungen vollziehen, zeigen sie in Profilansicht zwar schon eine Zweischichtigkeit der Grana, aber die Reihenanordnung der Grana ist noch nicht endgültig erreicht. Die Frage bleibt aber unentschieden, wie die Teilungen der Jungchloroplasten vor sich gehen, deren Grana bereits in Geldrollen angeordnet sind. Es ist anzunehmen, daß sich die Lamellen nicht durch die farblose Zwischenzone fortsetzen, sondern daß die Zweiteilung der Lamellenstruktur auf einem jüngeren Entwicklungsstadium der Plastiden angelegt wurde, während die Fragmentation der Plastiden erst später erfolgt.

### 3. Die Dauer der Teilung bei multigranulären Plastiden

Da es aus aufgezeigten Gründen bei Schnittpräparaten nicht möglich ist, an einem Objekt sämtliche Stadien einer Plastidenteilung zu beobachten, kann auch die Dauer einer Zweiteilung vom Beginn der Einschnürung bis zur endgültigen Trennung nicht an einer Plastide festgestellt werden. Es soll nun der Versuch unternommen werden, auf indirektem Wege Anhaltspunkte für die Zeit zu bekommen, in der sich die Teilung eines multigranu-

lären Chloroplasten vollzieht. Dabei wurde so vorgegangen, daß für einige Zellen die Zahl der sich differenzierenden Plastiden in bestimmten Zeitabschnitten festgestellt wurde. Da dieselben ausgezählten Zellen wegen mangelnden Kultivierungsmöglichkeiten von Gewebeexplantaten nicht für die laufenden Untersuchungen herangezogen werden können, müssen die Beobachtungen stets an frischem Zellenmaterial fortgesetzt werden. Es können aber nur solche Zellen als Vergleichsmaterial verwertet werden, die zu Beginn der Versuchsreihe Plastiden gleicher Differenzierungshöhe enthielten. Außerdem dürfen nur gleich große Zellen jeweils verglichen werden, da auf Grund der im Kap. III/1 gewonnenen Erfahrung in gleich großen, benachbarten Zellen bei gleicher Differenzierungshöhe der Plastiden nahezu die gleiche Plastidenzahl vorliegt.

Als Ausgangsmaterial dieser Untersuchungen waren die etiolierten Blätter von *Agapanthus umbellatus* sehr geeignet. Bei Belichtung verläuft die Plastidenentwicklung in einem weit größeren Bezirk des etiolierten Blattes gleichartig ab als bei den normal ergrünenden Blättern. Außerdem zeigen die etiolierten Plastiden zu Beginn der Untersuchungen in einem viel breiteren Blattabschnitt gleiche Entwicklungshöhe als die normal ergrünenden Plastiden.

Bevor auf die Einzelheiten der Plastidenentwicklung und -vermehrung in zeitlicher Abhängigkeit näher eingegangen wird, sollen die Besonderheiten der Strukturausbildung und Teilungsrate der *Agapanthus*-Plastiden in der Dunkelkultur erläutert werden.

Schon *Strugger* (1937) beschrieb die anomale Entwicklung der Plastiden bei Etolement, die *Böing* (1955) an demselben Versuchsobjekt, *Helodea*, bestätigte und vertiefte. Auch bei *Agapanthus* tritt je nach der Dauer der Dunkelkultur die Ausbildung eines mehr oder weniger vergrößerten und pigmentierten Granums im amöboiden Stroma ein. Für meine Untersuchungen war es von Interesse, ob und wieweit bei einer derartigen Unterbindung bzw. starken Verzögerung der Granavermehrung durch Lichtmangel überhaupt Durchschnürungen der Plastiden sich vollziehen und in welchem Verhältnis diese zur normalen Teilungsrate stehen.

Die zur Untersuchung gelangten Pflanzen wurden in einem Dunkelkeller bei 18 bis 20° C kultiviert. Nach 6 bis 8 Wochen hatten sich Blätter von 10 bis 20 cm Länge und 1,5 bis 2,0 cm Breite neugebildet. Die basale Zone der etiolierten Blätter war immer rein weiß, die obere Blatthälfte erschien makroskopisch gelblich, die Spitze des Blattes zeigte eine hellgrüne Färbung. Die mikroskopische Analyse brachte eine Übereinstimmung der Plastidendifferenzierung mit dieser Erscheinung (Abb. 18). Die Plastiden im basalen Blattabschnitt sind etwa  $4 \times 2 \mu$  groß. Das Stroma ist amöboid und weist oft Stärkeeinschlüsse auf. Das etiolierte Primärgranum hat einen Durchmesser von  $\sim 1 \mu$  und ist also im Vergleich zu den Angaben *Strugger's* an nicht etiolierten Proplastiden ( $0,4 \mu$ ) wesentlich größer. Da es in geringer Menge Pigmente enthält, setzt es sich relativ deutlich vom Stroma ab. Etwa die Hälfte der etiolierten Plastiden befindet sich in Teilung, dergestalt, daß zwischen den beiden Tochtergrana das Stroma mehr oder weniger tief eingeschnürt ist (Abb. 19). Im Mittel enthält jede Zelle 30 bis 40

Plastiden. In der gelben Zone des Blattes zeigen die Primärgrana, die auf etwa  $1,5 \mu$  Durchmesser angewachsen sind, nach Beobachtungen im Hellfeld eine reichere Speicherung an Chlorophyll und besonders an Karotinoiden.



Abb. 18. Der Entwicklungsgang der Plastiden in der Dunkelkultur. Parallel dem Zerfall des primären etiolierten Granums verläuft der Rückgang der amöboiden Beweglichkeit des Stromas und eine zunehmende Vakuolenbildung.

Das Stroma ist noch amöboid und meist stärkefrei. Teilungsstadien der Plastiden finden sich noch häufig. Die Anzahl der Plastiden hat sich auf rund 50 erhöht. In der Nähe der Blattspitze setzt die Plastidenreduktion ein, ähnlich wie sie Böing (1954) an *Helodea densa* beschrieben hat. Mehr und mehr verliert das Stroma die Fähigkeit des Formwechsels und erhält allmählich ovale bis kugelförmige Gestalt. Das große primäre Granum ist in sekundäre Grana zerfallen, die tropfenförmig geworden sind und meist im Bereich des früheren Primärgranums liegen bleiben. Nur wenige wandern ins Stroma ab. In der Folge bilden sich Vakuolen im Stroma, die so groß werden können, daß die Plastide nur noch als schmale Kappe der Vakuole aufsitzt. Die durch den reichen Karotingehalt gelb erscheinenden Plastiden der letzten Differenzierungsstufe haben sich sämtlich an den senkrecht stehenden Wandungen der Zelle angesammelt. Für die Beobachtungen über die Plastidenmetamorphose bei Belichtung wurden diese degenerierten Formen nicht herangezogen. Im Endstadium der Plastidendifferenzierung in der Dunkelkultur liegen im Durchschnitt etwa 60 Plastiden pro Zelle vor. Wenn man als Ausgangszahl 25 und als Endsumme 110 Plastiden bei der normalen Plastidenentwicklung nimmt, haben sich die Plastiden pro Zelle um 85 vermehrt. Die Teilungen der Plastiden in der Dunkelkultur brachten nur rund 60 Plastiden hervor. Die Teilungsrate der Plastiden bei Etiolement ist also demnach auf  $\sim 41\%$  der normalen Plastidenvermehrung herabgesetzt.

Wird eine etiolierte *Agapanthus*-Pflanze dem diffusen Tageslicht ausgesetzt, so ist sie nach einem Tag makroskopisch deutlich ergrünt. Im mikro-

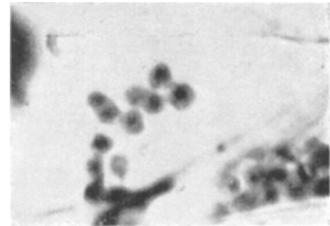


Abb. 19. Teilungsstadien etioliertem Plastiden. Mit Osmiumsäure fixiert und mit Säurefuchsin nach Altmann gefärbt. Vergr. 1400 $\times$ .

skopischen Bild zeigt sich in der Regel nach 4 bis 6 Stunden eine im Hellfeld wahrnehmbare Grünfärbung der Plastiden und die Bildung von Sekundärgrana im farblosen Stroma. Die Ausbildung der multigranulären Struktur bei Belichtung etiolierter Plastiden in Abständen von 24 Stunden ist in Abb. 20 dargestellt. Nach den ersten 24 Stunden der Belichtung hat das primäre Granum die Sekundärgrana ausgesondert. Die im Bereich des zerfallenen Primärgranums liegenden Grana sind besonders deutlich sichtbar.



Abb. 20. Die Ausbildung der multigranulären Struktur bei Belichtung etiolierter Plastiden in Abständen von 24 Stunden. Die unterschiedliche Granafärbung weist darauf hin, daß die Sekundärgrana, solange das Stroma amöboid veränderlich ist, noch nicht in einer Ebene auffindbar sind.

Die Umriss der Sekundärgrana und der gesamten Plastiden sind unscharf. Die granafreien Stromabezirke zeichnen sich durch starken Formwechsel aus. Nach 2 Tagen ist das Stroma nahezu mit Grana ausgefüllt. Am folgenden Tag hat die Plastide ihre Fähigkeit zur Amöboidie fast gänzlich eingebüßt. Das primäre Granum ist meist nicht mehr sichtbar. Die unterschiedliche Färbung der Sekundärgrana in der Abb. 20 weist darauf hin, daß

Tab. 4. Die tägliche Vermehrung belichteter, etiolierter Plastiden.  
(Pla.Z. = Plastidenzahl.)

Datum	Blatt: 14,0 cm lang, 1,4 cm breit							
	Zellgröße in $\mu$	Pla.Z.	Zellgröße in $\mu$	Pla.Z.	Zellgröße in $\mu$	Pla.Z.	Zellgröße in $\mu$	Pla.Z.
2. 3.	40 × 43	23	50 × 40	26	78 × 36	29	85 × 43	27
3. 3.	43 × 35	43	63 × 50	47	73 × 43	62	73 × 57	75
4. 3.	43 × 53	58	50 × 40	56	64 × 43	73	73 × 65	96
5. 3.	50 × 34	79	50 × 50	83	57 × 43	91	73 × 36	97
6. 3.	43 × 43	81	64 × 43	92	78 × 36	96	85 × 50	107

während der ersten vier Belichtungstage die Grana noch nicht in einer Ebene sichtbar oder vielleicht verschieden dick sind. Am 5. Tag sind die Umrißformen der Plastiden deutlich vom Zytoplasma abgesetzt, und in Profilsicht ist die Anordnung der Grana in Schichten und Geldrollen gut erkennbar.

Die Schnelligkeit des Ergrünes ist abhängig von der Länge der Dunkelkultur und von dem Zustand des Materials selbst. Die Beeinflussbarkeit durch variierte Belichtungsbedingungen werden später behandelt.

Die Tabelle 4 gibt in etwa gleich großen Zellen die Plastidenzahl nach viermal 24stündiger Belichtung an. Auffallend ist die hohe Teilungsrate

gleich nach Einsetzen der Granabildung. Von den vorliegenden multi-granulären Plastiden sind etwa 50% in Teilung begriffen. Nach den ersten 24 Stunden Belichtung hat sich im Durchschnitt jede Plastide einmal geteilt. Nach weiteren 24 Stunden haben die Plastiden bereits eine festere Struktur erhalten. Die auf der früheren amöboiden Entwicklungsstufe angelegten Teilungen sind teilweise durchgeführt oder liegen als verschleppte Teilungsstadien vor. Nur noch 15% der Plastiden weisen Teilungsformen auf. Nachfolgend finden noch ergänzende Teilungen statt. Nach 4 Tagen ist die endgültige Zahl nahezu erreicht. Nur ganz vereinzelt sind noch Teilungsstadien auffindbar.

Tab. 5. Die Vermehrung der Plastiden in der belichteten, farblosen Basalzone ausgewachsener Blätter.

Datum	Zellgröße in $\mu$	Pla.Z.						
27. 1.	100 × 34	28	107 × 57	31	112 × 50	32	186 × 47	26
3. 2.	107 × 39	29	100 × 57	42	112 × 59	47	143 × 60	49
17. 2.	86 × 57	35	128 × 53	62	156 × 43	48	172 × 43	49

In den stark gestreckten, etiolierten Zellen ist wegen der Hemmung der Plastidenteilungen in der Dunkelkultur das Verhältnis Zellgröße : Plastidenzahl zumgunsten der Plastidenzahl verschoben. Bei Belichtung des etiolierten Materials setzen schockartig die Plastidenteilungen ein. Daher ist der prozentuale Anteil an Teilungsstadien bei belichteten, etiolierten Plastiden größer als bei den normal ergrünenden Plastiden. Aus der Tabelle 4 geht hervor, daß die Teilung einer multigranulären noch amöboiden Plastide etwa 24 Stunden beansprucht. Die Teilungen der Jungchloroplasten vollziehen sich langsamer.

Ein anomales Verhalten in der Strukturausbildung, vor allem aber in der Teilungsrate zeigen die in der farblosen Basalzone ausgewachsener Blätter sich findenden Plastiden bei Belichtung (Tab. 5). Die Ergrünung und Sekundär-Granabildung setzen nach der gleichen Zeit ein und verlaufen in der gleichen Art wie oben beschrieben, nur die Plastidenteilungen schreiten ungemein langsam voran. Obwohl bei Beginn der Belichtung etwa 40% der Plastiden als Teilungsstadien vorlagen, haben sich nach sieben Tagen kaum Durchschnürungen vollzogen. Dagegen ist das Größenwachstum normal vor sich gegangen. Die amöboide Beweglichkeit der Plastide ist erhalten geblieben, so daß die vorliegenden Plastidenformen eine unregelmäßige Gestalt besitzen. Nach weiteren 14 Tagen — wie die Tabelle angibt — sind nur noch wenige Teilungen erfolgt. Die Plastiden der farblosen, basalen Zone ausgewachsener Blätter haben durch die lange Entwicklungshemmung eine irreversible Schädigung erfahren. Die Fähigkeit zum Größenwachstum ist bei Lichteinwirkung zwar erhalten geblieben, es erfolgt aber keine normale Strukturausbildung mehr, wie an der amöboiden Formveränderlichkeit des Stromas zu erkennen ist. Ebenfalls ist der Ablauf einer intensiven Teilungswelle unterbunden.

Es ist auffallend, daß ein hoher Prozentsatz der ergrünenden Plastiden während der Ausbildung der multigranulären Struktur Vakuolenbildung zeigt. Diese finden sich im Innern des Stromas liegend oder unter der aufgewölbten Stromagrenzschicht. Daß die Vakuolen gerade im Stadium der höchsten wachstumsphysiologischen Leistung der Plastiden auftreten, läßt einen Zusammenhang zwischen der Vakuolenbildung und den erhöhten Stoffwechselprozessen der ergrünenden Plastiden vermuten. Im Verlaufe der Weiterentwicklung der Plastidenstrukturen werden die Vakuolen rückgebildet, so daß sie also kein Hindernis für die Funktionstüchtigkeit der Chloroplasten sind, wie auch Z i m m e r m a n n (1893) und S c h u m a c h e r (1928) feststellten.

Das Ergrünen etiolierter Blätter folgt bestimmten Gradienten. Wie S t r u g g e r (1937) und B ö i n g (1954) an *Helodea* zeigten, verlaufen diese von der Blattspitze zur Basis und vom Blattrand zur Mittelrippe. Bei *Agapanthus* ist der gleiche Gradientenverlauf makroskopisch sehr gut festzustellen. Mikroskopisch ist außerdem zu beobachten, daß die Ergrünung von den einzelnen Blattnerven ins Mesophyll hinein sich fortsetzt und zuerst um die Stomata erfolgt. Daraus kann auf eine Beziehung zwischen dem Ergrünungsprozeß und der Stoffleitung geschlossen werden. Als Beitrag zu dieser Frage möchte ich folgende Beobachtung über den Verlauf des Ergrünungsgradienten bei einer teilweisen Unterbrechung der Leitbündelbahnen an etiolierten *Agapanthus*-Blättern anführen: Wird bei ergrünenden Blättern vom Blattrand einwärts das Blattgewebe durchschnitten, so zeigt es sich immer, daß nach der Verkorkung des verletzten Gewebes der basipetale Wundrand kräftiger ergrünt und hier die Plastiden eine höhere Differenzierungsstufe erreicht haben als diejenigen der übrigen Blattpartien. Diese Tatsache weist darauf hin, daß für die Plastidenentwicklung irgendwelche Stoffe, die in den Leitbündeln von der Blattbasis zur Blattspitze wandern, maßgeblich sind, da diese am unteren Wundrand gestaut werden. — In der Literatur finden sich Angaben, die ebenfalls auf eine Beziehung zwischen Ergrünen und Stoffleitung hinweisen. Zu dieser Annahme führten die Beobachtungen von L o p r i o r e (1904), da er bei den Kotyledonen von *Vicia Faba* und von *Eriobotrya japonica* einen „Saum von grünen oder gelben Körnern“ um die ersten Spiralgefäße des Leitungssystems im farblosen Parenchym sah. S c h w a r z (1928) führt die Entstehung der geaderten Panaschierung auf Stoffe zurück, die in den Gefäßbündeln gebildet werden. Daß auch der Abbau der Plastidensubstanz einen Zusammenhang mit den Leitungsbahnen der Pflanze zeigt, stellte K ü s t e r (1911, 1925) fest. Er beobachtete, daß das herbstliche Vergilben bei vollkommener oder unvollkommener Unterbrechung der Blattnerven in den betroffenen Anteilen der Blattspreite aufgehalten wird. Aus diesen Beobachtungstatsachen kann gefolgert werden, daß der Aufbau sowohl wie der Abbau der Chloroplastenstruktur und Pigmente von Stoffen gesteuert werden, die in den Leitbündeln sich finden. Durch die eigenen Untersuchungen konnte festgestellt werden, daß diese Stoffe bei dem Ergrünungsprozeß von der Blattbasis zur Spitze wandern. Dadurch ist die Möglichkeit gegeben,

eine lokale Anreicherung der verantwortlichen Stoffe durch Unterbrechung der Blattnerven herbeizuführen.

## V. Der Einfluß des Lichtes auf die Ausbildung der Struktur und die Teilungsrate der Plastiden

### 1. Die Wirkung verschiedener Lichtintensitäten

Bei den Ergrünungsversuchen an etiolierten Plastiden im Tageslicht zeigte sich eine Abhängigkeit der Strukturausbildung von der Belichtungsintensität. Zur näheren Kenntnis dieser Beziehung und der eventuellen Beeinflussung der Teilungsrate wurden etiolierte *Agapanthus*-Pflanzen unter der Einwirkung von 500, 2000, 10.000, 15.000 und 20.000 Lux zur Entwicklung gebracht. Die Versuche wurden in einem Lichtkasten bei konstanter Temperatur von 24° C vorgenommen. Als Lichtquelle diente eine wassergekühlte 500-Watt-Glühbirne (Philips), deren relative spektrale Energieverteilung dem Spektrum eines Glühkörpers von 950° K entspricht. Die verschiedenen Lichtintensitäten wurden durch Variation des Abstandes der zu belichtenden Pflanze von der Lichtquelle erzielt. Mit Hilfe einer Selenphotozelle konnte die Entfernung der Pflanze von der Lichtquelle so eingestellt werden, daß die Intensitätsstufen 2000, 10.000, 15.000 oder 20.000 Lux verwirklicht waren. Die Stufe von 500 Lux wurde durch Zwischenschalten einer Milchglasscheibe erreicht.

Die zur Untersuchung gelangten Pflanzen waren 4 bis 6 Wochen in einem Dunkelraum bei 18 bis 20° C kultiviert worden und hatten etwa 8 cm lange Blätter entwickelt. Bei den Belichtungsversuchen waren die etiolierten Blätter an der Pflanze belassen.

Ein normales Ergrünen erfolgte bei der Einwirkung von 500 und 2000 Lux. Die Strukturausbildung und die Teilungsrate unterschieden sich nicht merklich von den Befunden der im diffusen Tageslicht ergrünenden Pflanzen. Die mikroskopische Analyse der bei 10.000 Lux ergrünenden Plastiden zeigte anfänglich eine normale Plastidenentwicklung. In der Größe der gebildeten Sekundärgrana lag allerdings ein erkennbarer Unterschied vor. Bereits *Strugger* sprach 1937 die Vermutung aus, daß wahrscheinlich die Lichtintensität ausschlaggebend für die Größe der sich bei Belichtung aus dem etiolierten Primärgranum bildenden Sekundärgrana ist. Tatsächlich zerfällt bei 500 Lux das primäre Granum in deutlich größere Sekundärgrana (0,5—0,6  $\mu$  Durchmesser) als bei 10.000 Lux (0,2  $\mu$  Durchmesser). Bei der Ergrünung in 10.000 Lux setzten immer nach 3 bis 4 Tagen pathologische Veränderungen der Plastiden ein. Es erfolgte keine zunehmende Bildung der grünen Chlorophyllpigmente, sondern es blieben die gelben Komponenten weiterhin sichtbar. Anstatt des Vakuolenrückgangs, der für diesen Entwicklungszustand der Plastiden typisch ist, nahm ihre Bildung zu, derart, daß am 6. Belichtungstag nahezu jedes Plastid vakuolisiert war. Gleichzeitig begaben sich die Plastiden mehr und mehr in Lichtschutzstellung („Parastrophe“ nach *Sen n*, 1917), so daß kaum eine einzige Plastide in Flächenstellung zu sehen war. Eine bevorzugte Zusammenballung wurde

um den Kern und an den Zellwandungen, die an Interzellularräume grenzen, sichtbar. Auffallend ist ferner, daß die sich bei hoher Lichtintensität entwickelnden Chloroplasten eine zunehmende Vergrößerung in der Flächenausdehnung erfuhren und daß die Größenunterschiede der in einer Zelle auftretenden Plastiden erheblicher waren als bei der normalen Entwicklung.

Wurden die etiolierten *Agapanthus*-Pflanzen der noch intensiveren Lichteinwirkung von 20.000 Lux ausgesetzt, so traten die hier aufgezeigten Anomalien noch deutlicher hervor. Schon nach 24stündiger Bestrahlung wurden die ersten Degenerationserscheinungen an den Plastiden deutlich. Die Vakuolenbildung setzte ein, und das Stroma war so dünn ausgezogen, daß seine Lichtbrechung kaum eine andere als die des Zytoplasmas war. Am 2. Belichtungstag befanden sich die stark vakuolisierten Plastiden fast sämtlich in Parastrophe, in der sie nicht mehr auszählbar sind. Das primäre Granum war in sehr kleine Grana zerfallen. Da die Pigmentbildung derartig gering ist, hoben sich die Grana kaum vom Stroma ab.

Der schädigende Einfluß auf die Strukturausbildung und Chlorophyllsynthese durch die Einwirkung hoher Lichtintensitäten wurde unter Beibehaltung der vollen Vitalität der Zellen hervorgerufen. Der Kern und das Zytoplasma zeigten normales Aussehen, die Plasmolysierbarkeit war erhalten geblieben. Bei der Einwirkung hoher Lichtintensitäten — von 10.000 Lux aufwärts — traten nach einigen Tagen auch makroskopisch sichtbare Schädigungen des Blattes ein. Die Blattspreite zeigte eine mehr oder weniger starke Scheckung in hellgrüne und gelbliche Flecken. Die Tatsache, daß einige Blätter in ihrer basalen Region, genau dort, wo bei der Belichtung ein jüngeres Blättchen vor dem starken Lichteinfall schützend gelegen hatte, normales Ergrünen zeigte, wies eindeutig darauf hin, daß die intensive Bestrahlung die einzige Ursache dieser Schädigung war.

Nach dem Aussetzen der bestrahlten Pflanze ins Gewächshaus trat die grün-gelbe Scheckung des Blattes noch deutlicher hervor. Im ganzen war das Blatt schlaffer als ein normal ergrüntes Blatt, da die ausgebleichten Zellen eine geringere Turgeszenz aufwiesen. Die mikroskopische Untersuchung ergab ferner, daß grüne Zellkomplexe mit farblosen Arealen abwechselten. Die Ausdehnung dieser grünen bzw. farblosen Zellverbände variierte sehr: Es konnten nur eine oder zwei grüne Zellen von farblosen eingeschlossen oder umgekehrt wenige farblose von vielen grünen Zellen umgeben sein. Dieser beschriebene Zustand der stark bestrahlten Blätter blieb bei normalen Lichtverhältnissen etwa 6 bis 10 Wochen bis zum Einsetzen der Blattvergilbung erhalten.

In den grünen Zellen war die Strukturausbildung der Plastiden und die Chlorophyllsynthese normal vor sich gegangen. Dagegen lagen in den ausgebleichten Zellen nur geschädigte Plastiden vor, deren Grana- und Pigmentbildung weitgehend gestört war. In dem amöboid beweglichen Stroma fanden sich vielfach Vakuolen.

In der Übergangszone zwischen den kräftig grünen und den farblosen Zellkomplexen zeigten die Plastiden eine sehr unterschiedliche Struktur-

ausbildung. Die Mehrzahl der Chloroplasten war erheblich größer als normal entwickelte *Agapanthus*-Chloroplasten. Diese Vergrößerung war durch gesteigertes Flächenwachstum vor sich gegangen, da in Profilansicht keine entsprechende Dickenzunahme festgestellt wurde. Die geldrollenartige Anordnung der Grana war in diesen großen Chloroplasten oft gut zu sehen.

Die Größenunterschiede können beim Vergleich der Chloroplasten eines unbestrahlten mit einem bestrahlten Blattabschnitt ein und desselben Blattes besonders überzeugend dargestellt werden. Zu diesem Versuch wurde eine etiolierte *Agapanthus*-Pflanze 48 Stunden mit 15.000 Lux bestrahlt. Ein Teil eines Blattes war während der Bestrahlung durch eine ringförmige

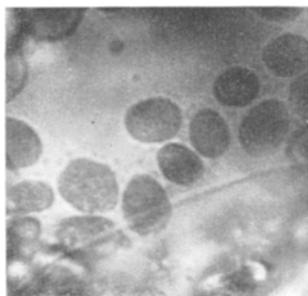


Abb. 21 a.

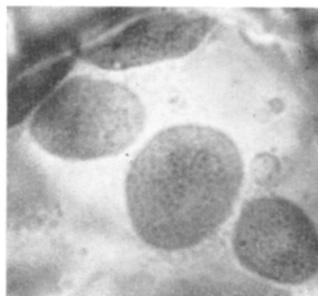


Abb. 21 b.

Abb. 21. Die Größenunterschiede der Chloroplasten ein und desselben Blattes nach 48stündiger Bestrahlung mit 15.000 Lux. *a* unbestrahlter Blattabschnitt. Lebend, ungefärbt. Vergr. 1000 $\times$ . *b* bestrahlter Blattabschnitt. Lebend, ungefärbt. Vergr. 1000 $\times$ .

Manschette vor Exposition geschützt. Nach dieser Bestrahlungsbehandlung wurde die Pflanze für 3 Wochen normaler Tagesbelichtung im Gewächshaus ausgesetzt. Nach dieser Zeit zeigten sich zwischen den Chloroplasten der bestrahlten und unbestrahlten Blattabschnitte charakteristische Unterschiede (Abb. 21 *a*, *b*). Dieser Befund ergibt, daß eine einmalige sehr starke Bestrahlung das Gefüge der noch amöboiden etiolierten Plastiden irreversibel zu verändern scheint und Formänderungen determiniert, die sich auch nach längerer Normalbelichtung nicht wieder ausgleichen.

Neben diesen Riesenformen, die eine Größe bis zu  $24 \times 12 \mu$  erreichen können, waren in einer Zelle alle Übergänge bis zu sehr kleinen Chloroplasten von  $2,0 \mu$  zu finden. Außerdem kamen in derselben Zelle reduzierte, farblose Plastiden mannigfaltiger Ausbildung vor. In Abb. 22 sind die in einer Zelle nebeneinander vorkommenden Plastidenformen dargestellt (vgl. auch Abb. 21 *b*).

Die Anzahl der Chloroplasten in der Übergangszone von den farblosen zu den grünen Zellkomplexen ist sehr unterschiedlich. In gleich großen Zellen konnten 1 bis 45 Chloroplasten ausgezählt werden. In der Regel waren in den Zellen mit geringer Chloroplastenzahl meist besonders große Chloroplasten zu finden, die sich durch die ganze Zelle erstrecken konnten und oft noch an den Seitenwänden emporreichten.

Bei der Untersuchung der verschiedenen Ausbildungsformen durch Lichtstrahlung geschädigter Chloroplasten sind zwischen den extrem großen grünen Formen bis zu kleinen farblosen Degenerationsformen alle Übergänge feststellbar. Als offensichtlich weniger stark geschädigte Stadien erschienen Chloroplasten, die sich flächenhaft vergrößert hatten, aber noch leicht amöboid beweglich geblieben waren. In Stadien, die ich für stärker geschädigt halte, hatte die Ausbildung der Sekundärgrana abgenommen, wobei aber die Granagröße zugenommen hatte. In Profilansicht zeigten diese Formen nur wenige Granaschichten. Als besonders stark geschädigte Formen erschienen Plastiden, die nur noch einzelne deutlich pigmentierte

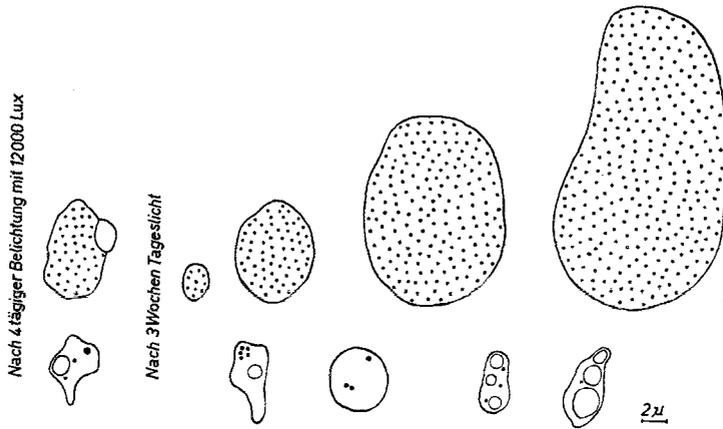


Abb. 22. Die in einer Zelle nebeneinander vorkommenden Plastidenformen nach Bestrahlung mit hohen Lichtintensitäten.

Grana in einem weit ausgespannten farblosen Stroma aufwiesen. In einer wahrscheinlichen höchsten Stufe der Plastidenschädigung durch hohe Lichtintensitäten kann von einem Entwicklungsstillstand der Plastiden gesprochen werden, da in diesen Formen nur schwer Grana auffindbar waren, wie auch ein Gehalt an Assimilationspigmenten im Hellfeldmikroskop nicht mehr nachweisbar war.

Um einige quantitative Aufschlüsse über diese Bedingungen zu erhalten, interessiert nun, wie lange eine etiolierte *Agapanthus*-Pflanze intensiv bestrahlt werden muß, bis die aufgezeigten Degenerationserscheinungen der Plastiden entstehen. Zur Untersuchung dieser Frage wurden die Versuchspflanzen im Lichtthermostaten bei einer Temperatur von 24° C 12, 24, 48, 72, 96 und 120 Stunden einer Belichtungsintensität von 15.000 Lux ausgesetzt. — Nach 12 Stunden Belichtung waren die gelb-grünen, amöboiden Plastiden meist vakuolisiert und an den parallel zum Lichteinfall stehenden Zellwandungen angesammelt. Die Sekundärgrana waren bereits gebildet, das primäre Granum war noch sichtbar. Erst nach fünftägigem Tageslicht waren die Chloroplasten regelmäßig in der Zelle verteilt. Die Granastruktur war bei allen Plastiden normal entwickelt. Auch bei späteren Kontrollen lagen bei dieser Pflanze keine reduzierten Plastidenformen

vor. — Nach einer 24stündigen intensiven Bestrahlung befanden sich die Plastiden fast sämtlich in Parastrophe. Die unterschiedliche Differenzierung von ergrünenden und bereits geschädigten Plastiden war erkennbar: Neben hellgrünen, noch amöboiden Plastiden, deren gesamtes Stroma mit sehr kleinen, schwach sichtbaren Sekundärgrana angefüllt war, fanden sich solche, die mindestens ebenso veränderlich waren, aber deutlich einige pigmentierte Grana im farblosen Stroma zeigten. Nach 5 Tagen normaler Belichtung lagen noch amöboidform-veränderliche Plastiden vor, die gleichmäßig im Zytoplasma verteilt waren. Vereinzelt reduzierte Plastidenformen, deren Stroma sehr dünn ausgezogen war, kamen in mehreren Zellen vor. Es traten Größenunterschiede der Chloroplasten von  $3,5 \mu$  bis zu  $10,5 \mu$  auf. — Nach 48stündiger starker Bestrahlung und anschließendem fünftägigem normalem Lichtgenuß waren in vielen Zellen degenerierte Plastidenformen neben hellgrünen Chloroplasten auffindbar. Die Chloroplasten hatten maximal eine Größe von  $10 \times 6 \mu$  erreicht. Innerhalb einer weiteren Woche hatten sich die Chloroplasten bis zu  $12 \times 8,6 \mu$  im Maximum und zu  $3 \times 1,5 \mu$  im Minimum entwickelt. Die reduzierten Plastiden dagegen waren im Mittel nur  $2,1 \times 1,4 \mu$  groß. Nach weiteren zwei Wochen war der Größenunterschied der vorliegenden Chloroplasten noch beträchtlicher. Ich maß Plastidendurchmesser von  $2,5$  bis  $15,0 \mu$ . — Am Ende einer 72stündigen intensiven Bestrahlung lagen die vakuolisierten gelb-grünen Plastiden wiederum dem Licht abgewandt, in Parastrophe, vor. War die Pflanze daraufhin 5 Tage lang normalem Tageslicht ausgesetzt worden, befanden sich die teilweise noch vakuolisierten Plastiden in regulärer Verteilung in der Zelle. In sehr vielen Zellen waren farblose reduzierte Plastiden zu finden, jedoch ganz farblose Mesophyllzellen waren nicht ausgebildet worden. In der Folgezeit entwickelten sich in den Mischzellen die Chloroplasten zu den bereits beschriebenen, sehr unterschiedlich großen Formen. — Wurden die etiolierten Pflanzen 96 oder 120 Stunden mit 15.000 Lux belichtet, zeigten die Versuchsergebnisse keine wesentlichen Veränderungen in der Strukturausbildung der Plastiden gegenüber dem kürzere Zeit bestrahlten Material. Doch war bei diesen Pflanzen schon makroskopisch auf der Blattspreite ein Mosaik von gelblichen und grünen Flecken zu erkennen. Die mikroskopische Analyse nach der vorgenommenen Belichtung ergab, daß fast alle Plastiden sich in Parastrophe befanden. Die Chloroplasten hatten im Durchschnitt eine Größe von  $7 \times 5 \mu$  erreicht und ließen sehr kleine Grana erkennen. In anderen Zellen waren nur reduzierte Plastiden auffindbar, die meist vakuolisiert waren.

Diese Versuche ergeben also, daß eine 12stündige Belichtung von 15.000 Lux nicht ausreichte, um eine Schädigung der Strukturausbildung der Plastiden herbeizuführen. Nach 24 Stunden traten in einigen, nach 48 Stunden in vielen und nach 72 Stunden Belichtung in sehr vielen Zellen reduzierte Plastidenformen auf. Bei einer 96stündigen Belichtung mit 15.000 Lux war bereits die Schädigung der Plastiden so stark, daß ganze Zellkomplexe ausgebleicht wurden und eine makroskopisch sichtbare Scheckung der Blattfläche eintrat.

Die Beobachtungen über die Strukturausbildung etiolierter Plastiden unter der Einwirkung verschieden starken weißen Lichtes haben gezeigt, daß eine reziproke Abhängigkeit der Granagröße von der Lichtintensität besteht. Bei einer Lichtstärke von 500 Lux bildeten sich aus dem Primärgranum Sekundärgrana, die einen Durchmesser von 0,5 bis 0,6  $\mu$  aufwiesen. Die unter dem Einfluß von 10.000 Lux ausgesonderten Sekundärgrana besaßen nur einen Durchmesser von etwa 0,2  $\mu$ . Dagegen lag die Größe der bei einer Lichtstrahlung von 20.000 Lux entstandenen Sekundärgrana an der Grenze der mikroskopischen Auflösbarkeit. Durch dieses Ergebnis findet die von Strugger (1937) beschriebene „Labilität des Zerteilungsgrades der Granasubstanz“ und die Unterschiedlichkeit in der Größe der Grana, auf die Heitz (1936) und Grave (1954) hinwiesen, eine Erklärung.

In den eigenen Versuchen vollzogen die Plastiden eine der normalen Plastidenmetamorphose entsprechende Differenzierung und Vermehrung bei 500 und 2000 Lux. Da bei dem Wachstum der Monokotylenblätter die Plastiden erst ganz allmählich dem Lichtgenuß ausgesetzt werden, wird möglicherweise der relativ niedrige Lichtanspruch für die Plastidenentwicklung genetisch festgelegt sein. In physiologischer Hinsicht findet das aufgezeigte Ergebnis eine Übereinstimmung mit den Befunden von Sachs (1862) und neuerdings von Schleep (1955), die bei der Ergrünung etiolierter Gramineenkeimlinge das Optimum der Chlorophyllbildung bei schwachem Licht feststellten.

Bei einer intensiven Bestrahlung von 10.000 Lux und mehr traten degenerative Veränderungen der *Agapanthus*-Plastiden ein. Unter Beibehaltung der vollen Vitalität der Zellen wurde die Ausbildung der Plastidenstruktur durch eine allzu intensive Bestrahlung gestört oder sogar unterbunden. Eingehende Untersuchungen ergaben, daß von einer 24stündigen Lichteinwirkung von 10.000 Lux an aufwärts die irreversible Schädigung der Plastiden proportional der Bestrahlungsdauer und -intensität zunimmt. Damit zeigt sich die Plastidenstruktur offensichtlich als trefferabhängig (Timoféeff-Ressovski und Zimmer 1947).

Bemerkenswert ist, daß unter diesen anomalen Bedingungen der Chloroplast zu einem starken Flächenwachstum befähigt wird, zu dem seine Dickenzunahme in keinem Verhältnis steht. Daneben treten Zwergplastiden auf, so daß die vorliegenden Chloroplasten erhebliche Größenunterschiede aufweisen. Das erste Stadium der Plastidenschädigung durch hohe Lichtintensitäten scheint die Erhaltung der amöboiden Beweglichkeit zu sein. In der Folge wird das Plastidenstroma mehr und mehr ausgezogen und immer formveränderlicher. Schließlich macht sich ein fortschreitender Chlorophyll- und Granaschwund sowie eine zunehmende Stromareduktion bemerkbar, bis endlich die vakuolige Degeneration beginnt.

Dieses Bild der Plastidenschädigung als Folge intensiver Lichtstrahlung stimmt mit den Erfahrungen über Plastidendegenerationen, die Knudsen (1940) mittels Röntgenstrahlen, Schumacher (1928) auf Grund von Kälteeinwirkung und Lärz (1942) durch Rubidiumchloridwirkung machten, überein. Schumacher stellte durch Temperaturerhöhung bei der

Ergrünung unterkühlter Blätter von *Brassica oleracea* ebenfalls beträchtliche Schwankungen in der Größe und in der Pigmentbildung — auch innerhalb einer Zelle — fest. Knudsen beobachtete ähnliche durch Röntgen-Strahlung bedingte irreversible Änderungen der Plastidenformen. Bei der Einwirkung von Rubidiumchlorid (0,01 Mol) wies L ä r z Störungen der Plastidenteilungen nach. Dadurch traten auch starke Unterschiede in der Größe und in der Zahl der Chloroplasten pro Zelle auf.

Nach dem vorliegenden Ergebnis muß unter dem Einfluß hoher Lichtintensitäten die submikroskopische Struktur der Plastiden geschädigt werden. Das reziproke Verhältnis zwischen Chloroplastenzahl und Chloroplastengröße in der beschriebenen Übergangszone machen folgende Annahme wahrscheinlich: Die hohe Trefferzahl intensiven und energiereichen Lichtes zerstört das Gefüge vieler Chloroplasten. Der Zustand der Chloroplasten war bereits so weit differenziert, daß bei den Überlebenden weitere Teilung nicht mehr möglich ist. Der Überschuß an spezifischen Aufbaustoffen im Plasma provoziert nun die Ausbildung von Riesenformen durch laufende Reduplikation der noch teilungsfähigen Grana und durch Stromawachstum. Sind jedoch auch die Grana nicht mehr reduplikationsfähig, so entnehmen die wenigen, die zufällig die Bestrahlung überstanden haben, die gesamte zur Verfügung stehende Aufbausubstanz, um sie in das eine überlebende Gefüge einzubauen. Diese Verhältnisse demonstrieren ausgezeichnet, daß die Chloroplasten gesetzmäßig strukturierte Zellelemente sind, deren Entstehung *de novo* selbst bei günstigstem Materialangebot nach Abschluß ihrer Teilungsfähigkeit nicht erwartet werden darf.

## 2. Die Wirkung von kurz- und langwelligem Licht

Zu den im vorigen Kapitel geschilderten Untersuchungen wurde eine künstliche Lichtquelle (Glühbirne) benutzt. Da ihr Licht einen großen Anteil an langwelligen roten Strahlen und bedeutend weniger an blauen Strahlen besitzt, ist es möglich, daß neben den gefundenen Strukturunterschieden, die von der Lichtquantität abhängig waren, auch eine spezifische Plastidendifferenzierung unter verschiedener Lichtqualität vor sich gegangen ist. Die bisher in der Literatur dargestellten Versuche über die Wirkung verschiedener Wellenlängen auf die Plastiden sind vornehmlich physiologischer Art. Der Hauptwert wurde auf die Bildung und Beständigkeit des Chlorophylls gelegt (Reinke 1893, Schanz 1919, Schürhoff 1924, Rudolph 1954, Montfort und Zöllner 1942, Egle 1944, Montfort 1955 u. a.). Die Wirkung des kurz- und langwelligen Lichtes auf die Strukturausbildung der Plastiden aber ist dabei nicht beachtet worden.

Zur Verwendung gelangten die Farbfilter der Firma Schott & Gen. RG 1 und BG 12. Das hellrote Filter RG 1 läßt nur das langwellige Licht oberhalb  $650\text{ m}\mu$  passieren. Die Hauptdurchlässigkeit liegt im ultraroten Bereich. Das Maximum des Blaufilters BG 12 liegt um  $400\text{ m}\mu$  und im Ultrarot. In der Versuchsanordnung befanden sich die benutzten Filter in einer Schablone zwischen dem Lichtthermostaten und der Kühlkuvette mit

der Lichtquelle von 500 Watt. Die Versuchspflanzen waren 12 cm vom Farbfilter entfernt. Bei weißem Licht betrug in diesem Abstand die Lichtstärke 10.000 Lux. Die etiolierten *Agapanthus*-Pflanzen wurden bei einer Temperatur von 22 bis 24° C bestrahlt. Die relative Leistung der durchgelassenen Energie der Lichtfilter wurde auf thermoelektrischem Wege gemessen. Eine Thermosäule, die mit einem empfindlichen Galvanometer verbunden war, wurde mit dem zu untersuchenden Licht bestrahlt und der Galvanometerausschlag abgelesen. Blau : Rot : Weiß standen in einem angenäherten Verhältnis wie 1 : 15 : 18.

Bei der Bestrahlung der etiolierten *Agapanthus*-Blätter mit lang- bzw. mit kurzwelligem Licht traten schon nach 24 Stunden deutlich feststellbare Unterschiede in der Strukturausbildung ein (Abb. 25). Obwohl makro- und mikroskopisch die Blättchen bzw. die Plastiden in beiden Versuchen gleich

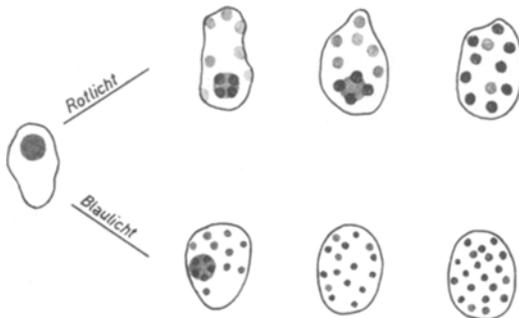


Abb. 25. Einwirkung von Rot- und Blaulicht auf etiolierte Plastiden in Abständen von 24 Stunden.

ergrünt waren, zeigten die Blaulicht-Plastiden immer einen höheren Differenzierungsgrad als die unter Rotlicht zur Entwicklung gelangten Plastiden. In beiden Fällen war das Primärgranum in Sekundärgrana zerfallen. Unter dem langwelligem Licht blieb das primäre Granum als deutlich ergrüntes Gebilde sichtbar, während die auftretenden Sekundärgrana kaum kenntlich waren. Dagegen war bei den Blaulicht-Plastiden zwar das primäre

Granum noch auffindbar, aber die Sekundärgrana waren an Zahl reicher vorhanden, und die Grana wie auch das gesamte Plastid zeigten klarere Umrisse. Einer Granagröße von etwa  $0,2 \mu$  Durchmesser im Blaulicht standen die Rotlichtgrana mit  $0,4$  bis  $0,5 \mu$  Durchmesser gegenüber. Unter den Rotlicht-Plastiden fanden sich meist langgezogene, amöboide Teilungsformen. Dagegen hatten die Teilungsstadien der Blaulicht-Plastiden kompaktere Formen, obwohl sie noch granafreie Stromapartien besaßen, die amöboide beweglich waren.

Nach 48stündiger Bestrahlung hatte in beiden Versuchsblättern die Pigmentsynthese deutlich zugenommen. Das Stroma der Blaulicht-Plastiden war mit Grana angefüllt und war kaum noch amöboide veränderlich. In einigen Plastiden konnte das primäre Granum noch aufgefunden werden, andere wiesen in Profilansicht bereits vier bis fünf Granaschichten auf. Dagegen wurde in den Rotlicht-Plastiden meist noch das Primärgranum nachgewiesen. Im Vergleich mit den Blaulicht-Plastiden zeigten die unter rotem Licht sich differenzierenden Plastiden viel unregelmäßigere Formen.

Während der weiteren Differenzierung glichen sich die Rotlicht-Plastiden in ihrer Gestalt, Granagröße und amöboiden Beweglichkeit immer

mehr den Blaulicht-Plastiden an. Jedoch zeigten die unter Blaulicht ausgebildeten Chloroplasten in einigen Fällen nach vier oder fünf Tagen Bestrahlung Degenerationserscheinungen. Die gelb-grünen Plastiden hatten sich mehr oder weniger in Parastrophe begeben. Die Umrißformen der Plastiden wurden undeutlich.

Beim Rotlichtmaterial konnte an längeren, etiolierten Blättern, die von der Einwirkung der langwelligen Strahlen entfernter waren, festgestellt werden, daß sie unregelmäßig geformte Chloroplasten besaßen. Die Anordnung der Grana, die einen Durchmesser von 0,5 bis 0,6  $\mu$  hatten, war äußerst labil. Durch geringfügige mechanische Schädigung kippten die Grana. Die Teilungsbilder dieses Materials zeigten nach fünf- bis sechstägiger Rotlichtbestrahlung hauptsächlich Einschnürungsstadien, während die entsprechenden Blaulicht-Plastiden nur Zwischenzonenbildung beim Teilungsvorgang aufwiesen.

Die Tabellen 6 und 7 sprechen nicht dafür, daß die Teilungsrate der Plastiden durch kurz- oder langwellige Strahlen beeinflusst wird. Nur scheint das Blaulicht nach einiger Zeit eine schädigende Wirkung auf die Strukturausbildung der Plastiden zu haben, wodurch die Teilungsfähigkeit gehemmt wird. Es muß aber darauf hingewiesen werden, daß der Grad der Schädigung individuellen Schwankungen unterworfen ist. Hier sind wohl Unterschiede in der wachstumsphysiologischen Leistungsfähigkeit der etiolierten Pflanze maßgebend.

Tab. 6. Die tägliche Vermehrung der Rotlicht-Plastiden.

Datum	Blatt: 11,0 cm lang, 1,5 cm breit. Rotfilter RG 1							
	Zellgröße in $\mu$	Pla.Z.	Zellgröße in $\mu$	Pla.Z.	Zellgröße in $\mu$	Pla.Z.	Zellgröße in $\mu$	Pla.Z.
26. 5.	47 × 30	35	53 × 29	37	43 × 39	41	57 × 47	52
27. 5.	39 × 39	57	43 × 39	63	50 × 39	56	54 × 46	75
28. 5.	49 × 33	78	54 × 34	83	56 × 39	84	50 × 42	97
29. 5.	44 × 33	102	46 × 30	107	42 × 39	110	46 × 46	113
30. 5.	44 × 29	98	50 × 37	111	56 × 36	117	57 × 39	113

Tab. 7. Die tägliche Vermehrung der Blaulicht-Plastiden.

Datum	Blatt: 11,0 cm lang, 1,5 cm breit. Blaufilter BG 12							
	Zellgröße in $\mu$	Pla.Z.	Zellgröße in $\mu$	Pla.Z.	Zellgröße in $\mu$	Pla.Z.	Zellgröße in $\mu$	Pla.Z.
26. 5.	43 × 36	38	54 × 42	41	49 × 38	44	60 × 42	54
27. 5.	43 × 36	56	54 × 37	62	49 × 38	61	52 × 39	60
28. 5.	39 × 36	65	42 × 37	73	42 × 39	72	53 × 37	83
29. 5. <sup>1</sup>	43 × 37	66	44 × 39	81	46 × 33	79	53 × 39	89
30. 5.	47 × 32	69	44 × 34	77	39 × 43	94	50 × 42	97

<sup>1</sup> Beginn der Plastidendegeneration.

Pyrkosch (1936) wies nach, daß der kurzwelligen Hälfte des Sonnenspektrums bei bestimmten photophysiologischen Prozessen eine größere Bedeutung zukommt als dem langwelligen Anteil. Bei Prüfungen des Empfindlichkeitsgrades von Schließzellen stellte Pyrkosch fest, daß selbst bei einem Energieverhältnis des roten zum blauen Licht von 200:1 das kurzwellige Licht größere Photoeffekte im Sinne der Öffnungsreaktion auslöst! Mit diesem Ergebnis stehen die eigenen Beobachtungen in voller Übereinstimmung. Auch für die Strukturausbildung etiolierter Plastiden besitzt das Blaulicht eine größere Wirksamkeit als das Rotlicht. Bei einer 15fachen Energiedurchlässigkeit des Rotfilters RG 1 (Schott) gegenüber dem Blaufilter BG 12 (Schott) finden sich beim Blaulichtmaterial eine intensivere Granateilung und stärkerer Rückgang der amöboiden Beweglichkeit als bei den Rotlicht-Plastiden. Der Grund für die lebhaftere Granabildung unter Blaulicht könnte in einem stärkeren Absorptionsvermögen im kurzwelligen Spektralbereich der für die Granateilung verantwortlichen Proteide zu suchen sein. Dementsprechend sind die spezifischen Absorptionsmaxima derjenigen Elementarbestandteile, die die Teilungen bedingen, im blauen oder ultravioletten Bereich zu suchen.

## VI. Zusammenfassung

1. Durch eine statistische Untersuchung der Plastidenanzahl in den Zellen verschiedener Zonen junger, im Wachstum befindlicher Blätter von *Agapanthus umbellatus* wurde erwiesen, daß die Vermehrung der Plastiden ausschließlich während ihrer Metamorphose erfolgt. Die Untersuchungen ergaben ferner, daß die Proplastidenzahl jeder neugebildeten meristematischen Zelle stets etwa 20 beträgt. Infolgedessen muß unter Berücksichtigung der aus der Literatur bekannten durchschnittlichen Zyklusdauer von Zellteilungen die Teilungsrate der Proplastiden im meristematischen Gewebe zur Aufrechterhaltung des vollen Proplastidensatzes in der Zeiteinheit größer sein als die der sich differenzierenden Plastiden.

2. Von einer durchschnittlichen Proplastidenzahl von 20 in der meristematischen Zelle wächst die Plastidenzahl im Laufe der Entwicklung des Plastidoms zu einer Zahl von 100 bis 120 Chloroplasten pro Zelle. Insbesondere vollziehen die noch amöboiden multigranulären Plastiden intensive Teilungen.

3. Die Plastidenmetamorphose vollzieht sich unabhängig von der Zelldifferenzierung; sie scheint weitgehend lichtabhängig zu sein.

4. Im Laufe der Entwicklung des Plastidoms entsteht die Mehrzahl der Chloroplasten pro Mesophyllzelle durch die hohe Teilungsrate der amöboiden, multigranulären Plastiden. Die in ihrer Differenzierung bereits fortgeschrittenen, nicht amöboiden Jungchloroplasten führen nur wenige ergänzende Teilungen durch. Die somatischen Chloroplasten sind nicht mehr teilungsfähig, sie setzen aber ihr Größenwachstum fort.

5. Die jungen multigranulären Stadien der Plastidenentwicklung teilen sich durch einfache Durchschnürung (Fragmentation) ihrer Substanz. Bei

den differenzierteren, fester strukturierten Plastidenformen (Jungchloroplasten) kommt es bei der Teilung zur Bildung farbloser Zwischenzonen.

6. Bei der Beobachtung etiolierten Ausgangsmaterials konnte im Verlaufe mehrerer Belichtungstage festgestellt werden, daß die Teilungsgeschwindigkeit im multigranulären, noch amöboiden Stadium größer ist als die Teilungsgeschwindigkeit älterer Stadien.

7. Die Größe der aus dem etiolierten primären Granum entstandenen Sekundärgrana zeigt eine reziproke Abhängigkeit von der bei der Ergrünung wirksamen Lichtintensität.

8. Bei einer relativ niedrigen Bestrahlungsstärke — in den vorgenommenen Versuchen bei 500 und 2000 Lux — fand eine normale Struktur- ausbildung der Plastiden statt. Von 10.000 Lux an aufwärts stellten sich proportional der Dauer und der Intensitätssteigerung Plastidenschädigungen ein. In der folgenden, unter normaler Belichtung ablaufenden Entwicklung intensiv bestrahlter, etiolierter Plastiden zeigten sich besonders deutlich sehr stark vergrößerte Chloroplasten neben kleinen farblosen Plastiden, deren Entwicklung durch die hohe Lichtstärke im jugendlichen Stadium unterbunden worden war.

9. Die Entwicklung etiolierter Plastiden unter Blaulicht geht schneller vor sich als unter Rotlicht. Daraus wird geschlossen, daß das Absorptionsmaximum der für die Entwicklung der Plastiden verantwortlichen Substanzen im kurzwelligen Bereich liegt.

#### Literatur

- Böing, J., 1955: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Chloroplasten. Diss. Münster.
- Cohen, M., and E. Bowler, 1955: Lamellar Structure of the Tobacco Chloroplast. *Protoplasma* 42, 414.
- Dangeard, P., 1947: Cytologie végétale et cytologie générale. *Encycl. biol.* 26, Paris.
- Egle, K., 1944: Untersuchungen über die Resistenz der Plastidenfarbstoffe. *Bot. Arch.* 45, 93.
- Emberger, L., 1927: Nouvelles recherches sur le chondriome de la cellule végétale. *Rev. gen. de Bot.* 39, 541.
- Grave, G., 1954: Studien über die Entwicklung der Chloroplasten bei *Agapanthus umbellatus*. *Protoplasma* 44, 275.
- Heitz, E., 1922: Untersuchungen über die Teilung der Chloroplasten. Diss. Heidelberg.
- 1925: Einige Bemerkungen über Chloroplastenteilung und Chloroplastengröße. *Biol. Zbl.* 45, 179.
- 1936: Untersuchungen über den Bau der Plastiden. *Planta* 26, 154.
- Kiyohara, K., 1932—1936: Zur Schimper-Meyerschen Theorie der Vermehrung der Chloroplasten. *J. Fac. Science Tokyo* 4, 399.
- Knudsen, L., 1940: Permanent changes of chloroplasts by X-rays in the gametophyte of *Polypodium aureum*. *Bot. Gaz.* 101, 721.
- Kny, L., 1872: Aus den Sitzungsberichten der Gesellsch. naturforschd. Freunde zu Berlin. *Bot. Ztg.* 30, 14.

- Küster, E., 1904: Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Pflanzenzelle. *Z. allg. Physiol.* 4, 221.
- 1911: Die Gallen der Pflanzen. Leipzig.
- 1925: Pathologische Pflanzenanatomie. Jena.
- 1951: Die Pflanzenzelle. Jena.
- Kusunoki, S., und Y. Kawasaka, 1936: Beobachtungen über die Chloroplastenteilung bei einigen Blütenpflanzen. *Cytologia* 7, 550.
- Lärz, H., 1942: Beiträge zur Pathologie der Chloroplasten. *Flora* 135, 519.
- Laughlin, H. H., 1919: Duration of the several mitotic stages in the dividing root tip cells of the common onion. *Publicat. Carnegie Inst. Washington* 265.
- Lopriore, G., 1904: Über Chlorophyllbildung bei partiärem Lichtabschluß. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 21, 385.
- Maige, A., 1928: Conditions physico-chimique des plastes. *C. r. Acad. Sc. Paris* 196, 424.
- Marshak, A., 1937: The effect of X-rays on chromosomes in mitosis. *Proc. Nation. Acad. Sci.* 23, 362.
- Meyer, A., 1885: Das Chlorophyllkorn. Leipzig.
- Mikosch, C., 1877: Über Vermehrung der Chloroplasten durch Teilung. *Öst. bot. Z.* 27, 42.
- Montfort, C., und G. Zöllner, 1942: Beständigkeit und Zerstörung des Chlorophylls im Blatt. *Bot. Arch.* 43, 395.
- 1955: Photochemische Wirkungen der langwelligen Hälfte des Sonnenspektrums auf Chlorophyllspiegel und Lebenszustand photolabiler Assimilationsgewebe. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 46, 185.
- Nägeli, C. v., 1864: Bläschenförmige Gebilde im Inhalte der Pflanzenzellen. *Z. wiss. Bot.* 3/4, 119.
- Pyrkosch, G., 1936: Der Einfluß des Lichtes auf kolloide Systeme. *Protoplasma* 26, 520.
- Reinhard, H., 1935: Über die Teilung der Chloroplasten. *Protoplasma* 19, 541.
- Reinke, 1895, zit. nach Strott, 1958. *Jb. wiss. Bot.* 86, 1.
- Reiter, T., und D. Gabor, 1928: Zellteilung und Strahlung. *Wiss. Veröffentl. Siemens-Konzern, Berlin.*
- Rudolph, H., 1954: Über die Einwirkung des farbigen Lichtes auf die Entstehung der Chloroplastenfarbstoffe. *Planta* 21, 104.
- Sachs, J. v., 1862: Übersicht der Ergebnisse der neueren Untersuchungen über das Chlorophyll. *Flora* 45, 129.
- Sanio, C., 1864: Über endogene Gefäßbündelbildung. *Bot. Ztg.* 22, 195.
- Sapěhin, A. A., 1911: Über das Verhalten der Plastiden im sporogenen Gewebe. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 29, 491.
- Schanz, F., 1919: Wirkungen des Lichtes verschiedener Wellenlänge auf die Pflanzen. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 37, 450.
- Scherrer, A., 1915: Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei *Anthoceros*. *Flora* 107, 1.
- Schimper, A. F., 1885: Untersuchungen über Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. *Jb. wiss. Bot.* 16, 1.
- Schleep, W., 1954: Beiträge zur Physiologie der Pigmentbildung in belichteten etiolierten Blättern. *Diss. Münster, im Erscheinen.*
- Schumacher, W., 1928: Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffwechsels paraschierter Pflanzen. *Planta* 5, 161.
- Schürhoff, P. N., 1924: Die Plastiden. *Linsbauers Handbuch d. Pflanzenanatomie.* Berlin.

- Schwarz, W., 1928: Zur Ätiologie der geäderten Panaschierung. *Planta* 5, 660.
- Senn, G., 1917: Weitere Untersuchungen über Gestalts- und Lageveränderungen der Chromatophoren. *Verh. Naturf. Ges. Basel* 28, 104.
- Steinmann, E., J. B. Finean und F. S. Sjöstrand, 1953: *Exper. Cell. Res.* 4, Nr. 4 (1953).
- Strugger, S., 1957: Die Vitalfärbung der Chloroplasten von *Helodea* mit Rhodaminen. *Flora* 151, 115.
- 1950: Über den Bau der Proplastiden und Chloroplasten. *Naturw.* 37, 166.
- 1951: Die Strukturordnung im Chloroplasten. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 64, 69.
- 1953: Über die Struktur der Proplastiden. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 46, 439.
- 1954: Die Proplastiden in den jungen Blättern von *Agapanthus umbellatus* L'Hérit. *Protoplasma* 43, 120.
- 1955: Über die Struktur der Proplastiden. *Ber. dtsh. bot. Ges.* 66, 439.
- Timoféeff-Ressovsky, N. W., und K. Zimmer, 1947: *Biophysik* Bd. 1. Das Trefferprinzip in der Biologie. Leipzig.
- Tischler, G., 1951: Allgemeine Pflanzenkaryologie. *Handb. d. Pflanzenanatomie* v. Linsbauer. Bd. 2, 2. Hälfte, 2. Aufl. Berlin.
- Weier, T. E., 1951: A study of the moss plastid after fixation by mitochondrial osmium and silver technique L. *Cellule* 40, 261.
- Zimmermann, A., 1895: Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Tübingen.