

highly pathogenic to guinea pigs, but rarely for parakeets or ricebirds.

Human infections directly traceable to infected animals are either unrecognized or infrequent or account for some otherwise unexplained serologic reactions. One laboratory infection with the virus of enzootic abortion of ewes and one with that of bovine encephalomyelitis are on record. Feline pneumonitis has been considered a possible source of human pneumonitis. Further evidence that these viruses may cause unrecognized infection in man stem from the occurrence of complement-fixing antibodies among veterinary personnel in stockyards and packing plant employees.

This sketch of the *Bedsonia* group reveals that they can infect several members of the animal kingdom, in-

cluding man. They vary in pathogenicity, virulence, and tissue tropism, causing either local or systemic infection. The ecologic relationships pose fascinating questions and offer a fresh challenge to the imagination of the biologist.

#### Zusammenfassung

Es wird vorgeschlagen, dass die Vertreter der Psittacosis-Lymphogranuloma-Trachoma-Gruppe der Mikrobakterien in Zukunft als *Bedsonia* bezeichnet werden. Die einzelnen Glieder dieser Gruppe erzeugen lokale und systemische Infektionen beim Menschen, Geflügel und einzelnen Säugetieren und nicht nur bei Papageien. Da die Pathogenität, die Virulenz und der Gewebetropismus grosse Unterschiede aufweisen, bietet das ecologische Studium der Infektionen viele anregende Probleme.

## Zur Kenntnis des lamellaren Musters in ausgewachsenen und der Kristallgitterstruktur in jungen Chloroplasten

Von E. HEITZ\*

I. Seit den ersten Arbeiten von MENKE<sup>1</sup> in denen er, ausgehend von polarisationsoptischen Untersuchungen im UV-Mikroskop<sup>2</sup> eine lamellare Struktur der Chloroplasten von *Anthoceros* nachweisen konnte, und auch für die Chloroplasten höherer Pflanzen (*Selaginella*, *Phaseolus*) dieselbe Grundstruktur angab, haben nach der Erfindung des Elektronenmikroskops eine ganze Reihe von Autoren diese Befunde an verschiedenen Pflanzen bestätigt und mit Hilfe des viel höheren Auflösungsvermögens dieses Mikroskops und vor allem bei Benutzung der neuen Einbettungs- und Scheidetechnik sehr genaue und in feinste Einzelheiten gehende Aufschlüsse geben können (COHEN und BOWLER<sup>3</sup>, HODGE, McLEAN und MERCER<sup>4</sup>; SAGER und PALADE<sup>5</sup>; LEYON<sup>6</sup>, STEINMANN und SJÖSTRAND<sup>7</sup>; WOLKEN und PALADE<sup>8</sup> und andere).

Die von MENKE<sup>1</sup> gefundene Grundstruktur, wie sie bei den meisten Algen und dem genannten Lebermoose vorliegt, ist an Schnitten noch wenig, mindestens aber zu wenig genau im einzelnen untersucht worden (bzw. an nicht genügenden Präparaten oder Aufnahmen s. u.). Nur von WOHLFAHRT-BOTTERMAN<sup>9</sup> wird eine einwandfreie Aufnahme des Chloroplasten einer Dinoflagellate, *Amphidinium elegans*, gegeben (Abb. 1)<sup>10</sup>. Der Verfasser stellt fest, dass bei dieser Alge eine in bezug auf die Anordnung der Lamellen bisher nicht bekannte «Struktur der Chloroplasten» vorliegt. Der Chloroplast besteht hier «aus einer Vielzahl distinkter, parallel verlaufender Lamellenpakete, die sich gesetzmässig jeweils aus 4 Membranen zusammensetzen. Die beiden inneren dieser Membranen sind dicker und kontrastreicher als die beiden äusseren»<sup>11</sup>. Die von WOHLFAHRT-BOTTER-

MANN<sup>9</sup> gegebene Abbildung 6c, welche Schnitte durch fast einen ganzen und drei verschieden grosse Stücke von Chloroplasten zeigt, belegt die Gesetzmässigkeit eindeutig. (Lediglich im Chloroplastenstück am rechten Bildrand enden links 4 Lamellenpakete mit zwei äusseren dünnen und nur einer von ihnen eingeschlossenen dicken Lamelle; dasselbe erkennt man auf der hier wiedergegebenen Abbildung 1: Etwa 9 Lamellenpakete bestehen aus zwei äusseren dünnen und zwei inneren dicken; bei drei dagegen – mit Pfeilen bezeichnet – ist nur eine innere dicke vorhanden.) Hier sei eine Abbildung von LEYON und WETTSTEIN<sup>12</sup> erwähnt. Ich möchte die Äusserung meiner Ansicht nicht unterdrücken, dass die beiden Verfasser auf Grund von besseren Aufnahmen (bzw. Präparaten) zu der Überzeugung hätten kommen müssen, dass bei der untersuchten Braunalge deren Lamellenpakete (von ihnen als grobe Lamellen bezeichnet) nicht aus vier gleich dicken

\* Max-Planck-Institut für Biologie, Tübingen.

<sup>1</sup> W. MENKE, Kolloid-Z. 85, 256 (1938).

<sup>2</sup> W. MENKE, Naturwissenschaften 28, 158 (1940).

<sup>3</sup> M. COHEN und E. BOWLER, Protoplasma 42, 414 (1953).

<sup>4</sup> J. HODGE, J. McLEAN und F. MERCER, J. biophysic. biochem. Cytol. 1, 605 (1955).

<sup>5</sup> R. SAGER und G. PALADE, J. biophysic. biochem. Cytol. 3, 463 (1957).

<sup>6</sup> H. LEYON, Svensk kemisk Tidskr. 68, 70 (1956).

<sup>7</sup> E. STEINMANN und F. SJÖSTRAND, Exp. Cell Res. 8, 15 (1955).

<sup>8</sup> J. WOLKEN und G. PALADE, Ann. N. Y. Acad. Sci. 56, 873 (1953).

<sup>9</sup> K. GRELL und K. WOHLFAHRT-BOTTERMAN, Z. Zellforsch. 47, 7 (1957).

<sup>10</sup> Vgl. Abb. 1; nach einer mir in verdankenswerter Weise von Herrn Dr. WOHLFAHRT-BOTTERMAN zur Verfügung gestellten nicht veröffentlichten Originalphotographie.

<sup>11</sup> Gesperrt von HEITZ

<sup>12</sup> H. LEYON und D. WETTSTEIN, Z. Naturforsch. 9b 471 (1954).

feineren Lamellen zusammengesetzt sind, sondern aus zwei äusseren dünnen und zwei inneren dicken. Andeutungen davon finden sich in ihrer Abbildung 4 an mehreren Stellen und besonders in Abbildung 7b und c. Eine erneute Untersuchung wäre wohl der Mühe wert.

Eigene Untersuchungen (die – wie betont sei – nicht der Kritik halber, sondern zu anderen Zwecken unternommen wurden), haben mich davon überzeugt, dass der Wechsel von dünnen und dicken Lamellen, oder sogar der Zusammensetzung derselben zu Lamellenpaketen, bei Chloroplasten welche nur die Grundstruktur besitzen viel häufiger, wenn nicht sogar immer vorkommt. LEFORT findet neuerdings alternierende dünne und dicke Lamellen (nach Fixierung mit Permanganat) auch im Chromoplasma verschiedener Cyanophycern (persönliche Mitteilung während Drucklegung der vorliegenden Arbeit).

Im folgenden seien Ergebnisse geschildert, die an *Anthoceros crispulus* und *Chlamydomonas eugametos* erhalten wurden.

Das Lebermoos gleicht bekanntlich in den grossen, in der Einzahl je Zelle vorhandenen Chromatophoren und den darin liegenden Pyrenoiden manchen Algen. Dazu kommen die nach MENKE<sup>1</sup> den ganzen Chloroplasten durchziehenden Lamellen, neuerdings von CHARDARD<sup>13</sup> sowie KAJA<sup>14</sup> elektronenmikroskopisch auch an Schnitten festgestellt. In der Arbeit von CHARDARD<sup>13</sup> finden sich vereinzelt Stellen in den Abbildungen, bei deren Betrachtung man auf das Vorkommen von dünnen neben dicken Lamellen hätte schliessen können (in der Arbeit von KAJA<sup>14</sup> allerdings nicht). Wie die Abbildungen 4, 5 und 6 zeigen, liegen die diesbezüglichen Verhältnisse eindeutig. Zwecks Raumersparnis wurden hier nur kleine Stücke eines einzigen Chloroplasten bei geringer Nachvergrösserung reproduziert. Lamellenpakete mit *einer* inneren dicken und zwei äusseren dünnen Lamellen wiegen vor. In Abbildung 4 sind etwas unterhalb der Mitte und am rechten Rand unten 3 dicke und 2 dünne, bzw. 5 dicke und 2 dünne, in Abbildung 6 besonders eindeutig zwei Lamellenpakete aus 1 dicken und 2 dünnen Lamellen zu sehen. Die Abwechslung von dicken und dünnen Lamellen, bzw. die Zusammensetzung von Lamellenpaketen, ist demnach nicht so gesetzmässig wie bei *Amphidinium* und (s. c., wohl auch) *Fucus*.

Bei *Chlamydomonas eugametos* sind ebenfalls, wenn auch nicht in regelmässigem Wechsel, Pakete mit dünnen und dickeren Lamellen vorhanden (Abb. 2 und 3), die mit nur *einer* dicken inneren sind mit Pfeilen bezeichnet, die mit 4 und 3 dicken, inneren Lamellen mit je einer Klammer. In Abbildung 2<sup>15</sup> (Stücke aus demselben Chloroplasten wie Abb. 3) sind 2 dicke mit 2 dünneren Lamellen zusammen häufiger vorhanden. In der Arbeit von SAGER und PALADE<sup>5</sup> findet man eine Abbildung (Taf. 151, Fig. 9), in welcher von einer paarweisen Zusammenordnung der Lamellen gesprochen wird. Diese Beschreibung ist mir nicht verständ-

lich, denn es sind hier ganz klar zwei Lamellenpakete (durch Pfeile bezeichnet) – jedes derselben deutlich aus zwei dünnen äusseren und einer dicken inneren Lamelle zusammengesetzt – zu sehen. Eine eingehendere Untersuchung des lamellaren Musters bei *Chlamydomonas*-chloroplasten ist in Aussicht genommen.

Während bei *Anthoceros* und vielen Algen die Chloroplasten von Lamellen oder Lamellenpaketen durchzogen sind, liegen bei fast allen Moosen, Farnen und Phanerogamen die Verhältnisse komplizierter. Hier wurde, ausser den bei Algen nachgewiesenen Lamellen (bei höheren Pflanzen als Stromalamellen bezeichnet), noch eine weitere Lamellierung der Chlorophyllscheiben (Grana), welche parallel zur Chloroplastenoberfläche liegen (HEITZ<sup>16</sup>), gefunden (erstmalig FREY-WYSSLING und MÜHLETHALER<sup>17</sup>). Den Zusammenhang dieser «Grana»-Lamellen mit den Stromalamellen haben dann COHEN und BOWLER<sup>3</sup> aufgezeigt. Hierauf wird unten zurückzukommen sein. Dieses lamellare Muster der Chloroplasten ist in den letzten Jahren oft untersucht und abgebildet worden und findet sich auch in Keimblättern und in ergrüntem Wurzeln nach Belichtung (Abb. 7).

Sehr oft ist der Zusammenschluss von je zwei benachbarten Granalamellen zu einer flachen Kapsel, an die nur eine, vor dem Zusammenschluss mit der Granalamelle sich gabelnde Stromalamelle anschliesst (HODGE<sup>4</sup> bei *Zea Mais*) oder zwei Stromalamellen (STEINMANN<sup>7</sup> bei *Aspidistra*). Es scheint nicht gesichert, welches der beiden Schemata Gültigkeit besitzt, nicht einmal, ob es wenigstens für die untersuchte Pflanze gilt. Denn zu oft müssen einige wenige klare Stellen in den Abbildungen zur Aufstellung des Schema herhalten,

<sup>13</sup> R. CHARDARD, Rev. Cytol., Paris 18, 359 (1957).

<sup>14</sup> H. KAJA, Ber. Dtsch. Bot. Ges. 70, 343 (1957).

<sup>15</sup> Die 4 Striche in Abb. 2 weisen auf 4 kugelige Gebilde in einer dicken Lamelle hin, die möglicherweise Makromoleküle sind; die Keilstriche auf Stellen, an denen 2 dünne Lamellen sich zu einer dicken «zusammenlegen», bzw. eine dicke Lamelle sich in 2 dünne «aufteilt».

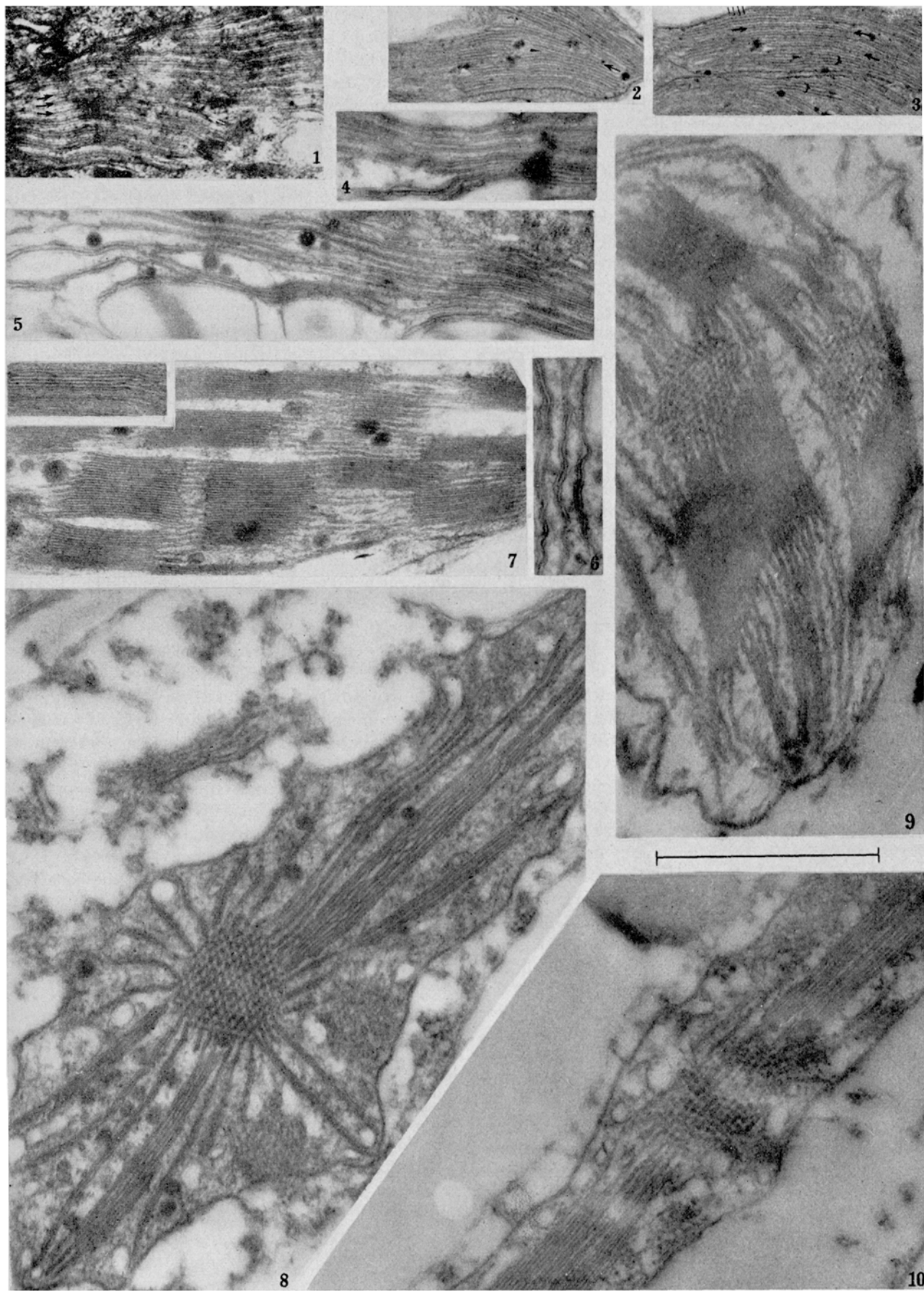
<sup>16</sup> E. HEITZ, Arch. wiss. Bot. 26, 134 (1936).

<sup>17</sup> A. FREY-WYSSLING und K. MÜHLETHALER, Vjschr. naturf. Ges. Zürich 94, 179 (1949).

Abb. 1–7: Stücke aus dem lamellaren Muster in fertig ausgebildeten Chloroplasten niederer und höherer Pflanzen. Abb. 1. *Amphidinium elegans* (Dinoflagellat). Abb. 2 und 3. *Chlamydomonas eugametos* (Volvocales), 2 Stücke aus demselben Chloroplasten und demselben Schnitt. Abb. 4–6. *Anthoceros crispulus* (Lebermoos), wie in beiden vorhergehenden Abbildungen, 3 Stücke aus einem Chloroplasten und Schnitt. Abb. 7. Einsatz links oben *Fagus sylvatica* (Dikotyle), einzelnes Granum aus fertig ausgebildetem Keimblatt; *Eranthemum leuconeurum* (Dikotyle), lamellares Muster aus einer am Licht ergrüntem Regenerationswurzel.

Abb. 8–10: Kristallgitterstruktur in noch nicht fertig ausgebildeten Chloroplasten junger Blätter. Abb. 8 und 10. *Selaginella spec.* (Pteridophyte, Lycopodiaceae). Abb. 9. *Eranthemum leuconeurum*.

Vergrösserungen: Abb. 1 elektronenmikr. 13800, auf ca. 40000 nachvergr. (nach einer von WOHLFAHRTH-BOTTERMAN zur Verfügung gestellten Aufnahme). Die Abbildungen 2 und 3 elektronenmikr. 10000, auf 40000 nachvergrössert, Abb. 4–8 und 10 elektronenmikr. 20000, auf 40000 nachvergrössert. Für die Abb. 2–8 und 10 gilt der über Abb. 10 eingetragene Maßstab = 1  $\mu$ . Abb. 9 elektronenmikr. 14500, auf 58000 nachvergrössert.



und es müssen weniger klare zur Deutung herangezogen werden. Es scheint sogar, dass nicht nur bei ein- und derselben Pflanze verschiedene Möglichkeiten des Zusammenschlusses der Grana- mit den Stromalamellen vorkommen, sondern sogar bei ein- und demselben Chloroplasten. Weitere sehr genaue Untersuchungen sind dringend erforderlich.

Während bisher immer ein Zusammenschluss von Stromalamellen mit den Granalamellen beobachtet worden ist, konnte HEITZ<sup>18,19</sup> bei dem Lebermoos *Riccardia pinguis* sowie LEFORT<sup>20</sup> bei *Solanum lycopersicum* Stromalamellen als solche in den Grana nachweisen. (Abb. 7, Einsatz links oben: Von den zwei dünnen, die fünf dicken Lamellen begrenzenden, ist die obere nach rechts hin als Stromalamelle zu erkennen.) Häufig jedoch setzen sich diese zwei Lamellen nicht im Stroma fort, sondern sind mit der darunterliegenden dicken Granalamelle verbunden, mit dieser eine flache Kapsel bildend (auch Abb. 7: die grössere Figur rechts des Einsatzes zeigt deutlich die oben und unten, dünnen und weniger dichten, die Granalamellen begrenzenden Lamellen). Diese zwei dünnen, das Granum begrenzenden Lamellen, sind zwar in den Abbildungen mancher Autoren vorhanden, von diesen aber nicht gesehen und nicht erwähnt, oder der Erwähnung nicht Wert gehalten worden (gleichgültig, ob sie mit der darunterliegenden Granalamelle zusammengeschlossen sind oder getrennt als Stromalamellen auftreten). In den folgenden Abbildungen sind sie manchmal weniger deutlich, oft aber ganz klar zu erkennen: BUVAT<sup>21</sup> bei *Elodea canadensis* auf Tafel XXI, Fig. 2 besonders klar; auch auf Tafel XVI, Fig. 1 der oberste Chloroplast und auf Tafel XIX; dann LANCE<sup>22</sup> bei *Chrysanthemum segetum* auf den Tafeln VII, IX, XII, hier in beiden Figuren besonders eindeutig, und auch auf Tafel XIII. Ferner auf den Tafeln einer soeben erschienenen Arbeit von MÜHLETHALER und FREY-WYSSLING<sup>23</sup>, Tafel 244, Abbildung 3 links unten im Chloroplast und besonders auf Tafel 245 sind sie in mindestens neun gut ausgebildeten Grana klar als dünnere Lamellen zu erkennen; bei 7–8 der abschliessenden, darunter liegenden Granalamellen bilden sie durch Zusammenschluss mit diesen die flachen Kapseln, bei 3–4 setzen sie sich gesondert als dünne Lamelle in das Stroma fort (vgl. unsere Abb. 7, Einsatz, für *Fagus*). Schliesslich noch bei JAMES<sup>24</sup> (kein Cytologe) bei einem Chloroplast der Bohne (*Phaseolus* oder *Vicia*?) in seiner Abbildung 3 links oben, ganz eindeutig; in dem unteren Granum (mit 4 dicken Lamellen) ist die dünne nach rechts. gesondert sich fortsetzend als Stromalamelle erkennbar. Man vergleiche auch die Figuren<sup>15</sup> und auch<sup>17</sup> (*Picea*) bei v. WETTSTEIN<sup>37</sup>. Diese Belege aus fünf Arbeiten sind umso wertvoller, weil sie von den Verfassern nicht zur Demonstration der zwei dünnen Lamellen besonders ausgesucht sein können. Die Beantwortung der Frage, ob die Begrenzung des Granum durch oberhalb und unterhalb liegende dün-

nere und weniger dichte Lamellen allgemein bei Grana besitzenden Chloroplasten vorkommt, werden weitere Untersuchungen zeigen müssen. Sollte das, wie zu erwarten ist, der Fall sein, dann wird man mit Recht die allerdings schwer zu beantwortende Frage stellen, welche Bedeutung diesen Lamellen zukommt. Diese Frage besteht natürlich auch bezüglich der dünnen Lamellen, welche bei Algen vorhanden sind. Seit den fluoreszenzmikroskopischen Feststellungen von HEITZ<sup>16</sup>, Bestätigung durch METZNER<sup>25</sup> und andere, weiss man, dass zumindest die Hauptmenge des Chlorophylls in den Grana enthalten ist, und es wird meistens die Ansicht vertreten, dass der eigentliche Sitz dieses Farbstoffes in den Granalamellen zu suchen ist. Da der Raum zwischen den Grana (das Stroma) keine Spur von Fluoreszenz zeigt, wäre bei Grana führenden Chloroplasten in den Stromalamellen kein Chlorophyll vorhanden, dagegen müssten die Lamellen der Algenchloroplasten solches enthalten, und es müsste auch, wenn wir uns den Befunden von HODGE<sup>4</sup> anschliessen, der festgestellt hat, dass die grünen Chloroplasten der Gefässbündel-Parenchym-scheiden bei *Zea Mais* nur Stromalamellen aber keine Grana besitzen, in ersteren das Chlorophyll enthalten sein. Die Frage stellt sich demnach, ob die dünnen Grana begrenzenden Lamellen Chlorophyll führen oder nicht, nicht zu reden von der Frage, ob ihnen in irgend einer Weise eine Funktion bei der CO<sub>2</sub>-Assimilation zukommt.

II. STRUGGER<sup>26</sup> hat erstmals nachgewiesen, dass embryonale Plastiden (Proplastiden wie sie schon vor 31 Jahren BOWEN genannt hat) der Sprossvegetationspunkte nur ein einziges Granum besitzen. Er hat es als Primärgranum bezeichnet, weil er der Ansicht war, dass aus diesem durch wiederholte flächenhafte Reduplikation alle späteren Grana eines Chloroplasten hervorgehen. Seitdem aber HEITZ<sup>27</sup> sowie LEYON<sup>28</sup> fanden, dass das Primärgranum aus Kristallgitterstrukturen besteht, die meistens in verschiedenen Ebenen liegen, und LEYON eine enge räumliche Verbindung zwischen den Elementarteilen des Kristalloids und Lamellen (wie sie in fertig ausgebildeten Chloroplasten vorhanden sind) feststellte, lag der Gedanke nahe, dass zwischen der Kristallgitterstruktur und der Bildung von Lamellen ein enger Zusammenhang besteht, zumal auch Chloroplasten gefunden wurden, die

<sup>18</sup> E. HEITZ, Z. Naturforsch. 12b, 811 (1957).

<sup>19</sup> E. HEITZ, Internat. Conference on Electronmicroscopy 1958, Verhandlungen 2, 501 (1960, Springer Verlag).

<sup>20</sup> M. LEFORT, C. r. S. Acad. Sci. 245, 718 (1957–1958).

<sup>21</sup> R. BUVAT, Ann. Sci. Nat. Bot. 11, 121 (1958).

<sup>22</sup> A. LANCE, Ann. Sci. Nat. Bot. 11, 165 (1958).

<sup>23</sup> K. MÜHLETHALER und A. FREY-WYSSLING, J. biophys. biochem. Cytol. 6, 507 (1959).

<sup>24</sup> W. JAMES, Botany – here and now (Mod. Book. Co. London 1959), p. 91.

<sup>25</sup> P. METZNER, Ber. dtsch. bot. Ges. 55, 16 (1937).

<sup>26</sup> S. STRUGGER, Nat. Wissensch. 37, 166 (1950).

<sup>27</sup> E. HEITZ, Exp. Cell Res. 7, 606 (1954).

<sup>28</sup> H. LEYON, Exp. Cell Res. 7, 609 (1954).

nur ein Kristalloid, aber noch keine Lamellen besitzen HEITZ<sup>27</sup>.

In den letzten Jahren hat sich ausser MÜHLETHALER *et al.*<sup>29,30</sup> besonders eingehend HODGE<sup>31</sup> um Aufklärung über die Entstehung von Grana- und Stromalamellen bemüht. Einmal handelt es sich um die Frage, in welcher Weise die Lamellen aus der Kristallgitterstruktur (dem «prolamellar body» mit der Bezeichnung von HODGE, «centre plastidial» nach LEFORT) sich bilden; dann darum, wie sich der Vorgang ohne dieselbe abspielt. Schon LEYON<sup>36</sup> hat, bevor der kristalloide Körper bekannt wurde, in sehr jungen Chloroplasten einen Haufen von unregelmässig liegenden Globuli oder Blastulae beschrieben, von welchen aus sich die jungen Lamellen bilden. Die Abbildungen, welche MÜHLETHALER<sup>29</sup> (Abb. 12 und 13) als Belege gibt, entsprechen vollkommen denen von LEYON bei derselben Pflanze (*Aspidistra*). Auch LEFORT<sup>30</sup> bildet für *Elodea canadensis* ganz dieselben Stadien ab und MÜHLETHALER und FREY-WYSSLING<sup>23</sup> nochmals dasselbe auch für diese Pflanze. Die hochgeordnete Struktur des prolamellaren Körpers scheint demnach nicht die unbedingte Voraussetzung für das Auftreten der Lamellen zu sein. Nach LEFORT sowie MÜHLETHALER und FREY-WYSSLING ist die Ausbildung der Kristallgitterstruktur vom Licht abhängig. Oft genügt offenbar schon die dichte Umhüllung mit jungen Blättchen um eine solche zu verhindern. In den einschlägigen Arbeiten findet man immer wieder die Angabe, dass bei der Ausbildung der Lamellen der prolamellare Körper allmählich verschwindet. Zum Beispiel PERNER<sup>32</sup>: «Das Primärgranum geht schliesslich in der Ausbildung der Stromalamellen auf.» Dies trifft jedoch durchaus nicht immer zu, wie unsere Abbildungen 8 und 9 zeigen: Trotzdem in beiden Chloroplasten schon zahlreiche Stromalamellen ausgebildet wurden, sind die Kristalloide noch unversehrt vorhanden. Man sollte doch wohl in diesen Stadien schon eine Rückbildung des Kristalloids wahrnehmen können.

Es sei nun zunächst zu der Frage übergegangen, wie sich die Lamellen unabhängig von dem prolamellaren Körper ausbilden. HODGE<sup>31</sup> hat im Gefässbündelparenchym bei *Zea Mais* (in welchem die Chloroplasten nur Stromalamellen ausbilden) in der peripheren Region nah zusammenliegende, dünne und wenig dichte (faint) Lamellen festgestellt und die Vermutung geäussert, dass in der peripheren Region die Bildung der Lamellen stattfinden könnte. Auch bei der Ergrünung vorher in Dunkelheit etiolierter Maisblätter nach Belichten verfolgt er die Entstehung von Lamellen, die zum Teil vom prolamellaren Körper (der bei etiolierten Pflanzen ungewöhnlich gross gefunden wird, bei Belichtung sich jedoch verkleinert) ausgeht, auf jeden Fall durch Verschmelzung von Bläschen des prolamellaren Körpers zustande kommt. Auf diese Weise soll auch bei Lamellenbildung in der peripheren Chloroplastenregion miteinander verschmelzende Bläschen das

Wesentliche sein. HODGE geht dabei vom Bau des endoplasmatischen Reticulum aus, in dem bereits ausgebildete Doppellamellen Bläschen peripher auf- und auch seitlich anliegen. Die Aufliegenden sind bereits in einer Ebene angeordnet, und es ist ohne weiteres einzusehen, dass bei der gegenseitigen Verschmelzung eine Doppellamelle gebildet werden muss. Die Vorstellung wurde von HEITZ<sup>33</sup> übernommen, um die Entstehung von Lamellen der Proplastiden in den Wurzelmeristemen von *Zea Mais* und *Vicia* zu verstehen, allerdings mit dem Vorbehalt, dass man die Verhältnisse noch eingehender untersuchen müsse, bevor man sie als Stütze für die Auffassung von HODGE ansehen könne. Die eingehende Beschäftigung mit der Bildung der Chondriosomentubuli durch Einstülpung der inneren Chondriosomenmembran liess aber Zweifel aufkommen und noch stärker werden als ich mit der Arbeit von MÜHLETHALER und FREY-WYSSLING<sup>23</sup> bekannt geworden war. Die Verfasser geben an (grundsätzlich wie HODGE und im Anschluss an ihn), dass bei der Lamellenbildung die Verschmelzung von Bläschen die wesentliche Rolle spielt. Sie haben ausserdem festgestellt, dass in jungen Proplastiden, die bereits eine doppelte Membran besitzen, die innere sich genau wie bei einem pflanzlichen Chondriosom einstülpen soll<sup>34</sup> und es so zu einer doppelten Membran kommen müsse. Das trifft aber keinesfalls zu. Es wurde von HEITZ<sup>35</sup> ausführlich auseinandergesetzt: bei einem Vergleich mit tierischen Chromosomen, die bekanntlich Cristae und keine Tubuli wie die pflanzlichen Chondriosomen besitzen, muss hier die Einstülpung nicht nur an einer kleinen, durch einen Kreis begrenzten Stelle, sondern in einer ebenen Fläche stattfinden, denn nur so können Cristae, und ganz entsprechend nur so Doppellamellen der Chloroplasten entstehen. Die Abbildungen der beiden Autoren bringen aber keinen Beleg dafür, dass dies in der eben angegebenen Weise geschieht. Diese Kritik gilt selbstverständlich genau so für meine Auffassung wie die von HODGE zuerst gebildete und von uns übernommene. Es ist nirgends ein Beleg vorhanden, dass Röhren die durch Verschmelzung von Bläschen entstanden sind, in einer Ebene liegend wieder untereinander verschmelzen. Die Vorstellung von HODGE, dass auf Grund der bereits in einer Ebene liegenden Bläschen des endoplasmatischen Reticulum diese durch Verschmelzung eine Doppellamelle geben *müssen*, ist richtig, aber der Beweis, dass die Doppellamellen durch

<sup>29</sup> K. MÜHLETHALER, *Protoplasma* 45, 264 (1955).

<sup>30</sup> M. LEFORT, *Rev. gén. Bot.* 66, 1 (1959).

<sup>31</sup> A. HODGE, J. McLEAN und F. MERCER, *J. biophys. biochem. Cytol.* 2, 597 (1956).

<sup>32</sup> E. PERNER, *Z. Naturforsch.* 11b, 560 (1956).

<sup>33</sup> E. HEITZ, *Z. Naturforsch.* 12b, 283 (1957).

<sup>34</sup> Es liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit, in eine Diskussion über dieses Ergebnis von MÜHLETHALER und FREY-WYSSLING einzutreten.

<sup>35</sup> E. HEITZ, *Z. Naturforsch.* 12b, 576 (1957).

<sup>36</sup> H. LEYON, *Exp. Cell Res.* 7, 265 (1954).

<sup>37</sup> D. v. WETTSTEIN, *Brookhaven Symp. in Biol.* 11, 138 (1958).



Verschmelzung aus den nicht geordnet liegenden Bläschen des nichtkristalloiden prolamellaren Körpers zu einer Doppellamelle entsprechend verschmelzen, muss erst erbracht werden.

Wenn nur ein einziges, regelmässiges Kristallgitter vorhanden wäre, bei dem die Bläschen in geordneten Ebenen liegen, wie das in den Abbildungen 8 und 10 der Fall ist, wäre die Sache einfach, aber viel häufiger sind eben, wie in Abbildung 9 bei *Eranthemum*, Gitter in verschiedenen Ebenen (wie bereits bei *Chlorophytum* von HEITZ, sowie LEYON<sup>36</sup> festgestellt) vorhanden.

Ausgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft, der ich bestens danke, ebenso den technischen Assistentinnen Fr. DÖRMER und Fr. SCHÄFER.

### Summary

(1) It is shown that in the chloroplasts of *Chlamydomonas* and *Anthoceros* thick, dense lamellae and thin, less dense lamellae alternate. (2) In the chloroplasts of many phanerogame plants with grana, thin less dense lamellae limit the parcel of thick grana-lamellae above and below. Since the differentiations 1 and 2 are present in the photographs of many publications (although not mentioned), it is suggested that this kind of lamellar-model has often been overlooked until now. — The «Kristallgitterstruktur» has been found in a cryptogamous plant, *Selaginella*, in young chloroplasts, for the first time. The connection between the elementary particles of the crystal-lattice and the young lamellae has been verified again. — The possibility of formation of double lamellae by fusion of blastulae or tubuli is discussed in detail.

## Sur le rôle de la sélection sexuelle dans l'évolution

Par E. BÖSIGER\*

Le problème de l'espèce est à l'origine de la zoologie. Il fut pendant longtemps son seul objet et il suscite encore de nos jours des discussions passionnées. L'espèce est même devenue dans les dernières décennies une des préoccupations majeures de la génétique des populations. De nombreux travaux ont révélé la grande variabilité génétique des populations naturelles de plantes et d'animaux. Ces quelques lignes sont consacrées à la sélection sexuelle, qui est un facteur conservateur, empêchant un mélange illimité des génomes des différentes espèces, mais qui est également considéré comme un des principaux mécanismes de la formation de nouvelles espèces.

KONRAD GESNER qui étudia la philologie, les sciences naturelles et la médecine à Strasbourg, Bourges, Paris, Bâle et Montpellier, n'est pas seulement le fondateur de la bibliographie, mais aussi le premier zoologiste du temps moderne, qui osa baser dans son *Historiae animalium libri* dès 1551 les descriptions d'animaux sur ses propres observations plutôt que sur la compilation des auteurs de l'antiquité. Ainsi GESNER a été amené à décrire des variétés en dehors des espèces, d'envisager le groupement des espèces selon la ressemblance de leurs caractères en genres et classes pour établir un système naturel, sans toutefois avoir réalisé ce projet.

Notons en passant que le botaniste bâlois BAUHIN a élaboré dans son *Pinax theatri botanici* (édité en 1623 à Bâle), un système naturel des plantes qui tient compte des ressemblances, en créant la nomenclature binaire bien avant LINNÉ.

JEAN LAMARCK exprime dans sa *Philosophie zoologique* sa conviction, qu'on observerait une transition continue d'une espèce à l'autre, si les collections d'animaux n'étaient pas si incomplètes. Et il ajoute que les espèces ne peuvent pas rester immuables pendant de

longues périodes, parce qu'elles se transforment sous l'influence du milieu, et parce qu'elles se croisent et forment des hybrides:

«L'idée d'embrasser, sous le nom d'espèces, une collection d'individus semblables, qui se perpétuent les mêmes par la génération et qui ont ainsi existé les mêmes aussi anciennement que la nature, emportait la nécessité que les individus d'une même espèce ne pussent point s'allier, dans leurs actes de génération, avec des individus d'une espèce différente.

Malheureusement l'observation a prouvé et prouve encore tous les jours que cette considération n'est nullement fondée; car les hybrides, très communes parmi les végétaux, et les accouplements, qu'on remarque souvent entre les individus d'espèces fort différentes parmi les animaux, ont fait voir que les limites entre ces espèces prétendues constantes n'étaient pas aussi solides qu'on l'a imaginé.»

LAMARCK a clairement défini le rôle que l'isolement sexuel pourrait jouer dans la conservation des espèces, mais il a supposé que les échanges de patrimoines héréditaires par hybridation entre espèces sont fréquents et mènent à une diversification presque infinie.

Un demi-siècle plus tard CHARLES DARWIN dans le deuxième volume de son ouvrage sur *La variation chez les animaux et les plantes* attribue à l'isolement sexuel un rôle dans la formation de nouvelles espèces. Il pense qu'une antipathie sexuelle, ou une stérilité réciproque entre deux races différentes pourrait favoriser leur isolement, donc la formation d'espèces distinctes, à l'instar de la technique des éleveurs, qui aboutissent à la création de nouvelles variétés par un choix approprié des reproducteurs. DARWIN suppose néanmoins que l'isolement reproductif est une conséquence de la différenciation des races par la sélection naturelle, non pas une cause de la spéciation. Si un individu avait une faible

\* Laboratoire de Génétique évolutive et de Biométrie du C.N.R.S. à Gif-sur-Yvette, S. et O. (France).