

## 14. S. Alvarado: Die Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen in den Paraphysen von *Mnium cuspidatum*.

(Mit Tafel I.)

(Eingegangen am 23. November 1922. Vorgetragen in der Januarsitzung 1923.)

### I. Einleitung.

Das Problem des Ursprunges der Plastiden in der Pflanzenzelle wurde nach den klassischen Untersuchungen von SCHIMPER (1883—85) und MEYER (1883) allgemein als gelöst erachtet. Nach der Ansicht dieser Forscher entstehen stets die Plastiden aus Plastiden, ohne daß jemals eine Bildung derselben ex novo in Frage käme. Die beinahe gleichzeitigen Untersuchungen von PENZA, LEWITSKY und GUILLIERMOND (1910—11) ließen die Theorie jener Gelehrten zweifelhaft erscheinen, indem sie behaupteten, daß diese Zellularorgane nicht aus anderen ähnlichen entstünden, sondern aus der Differenzierung von Chondriosomen, d. h. Gebilden, die in jeder Zelle — sei es bei Tieren oder Pflanzen — vorkommen. Seitdem haben sich noch viele Autoren mit der Frage beschäftigt (so FORENBACHER, 1911; A. MEYER, 1911; RUDOLPH, 1912; SCHMIDT, 1912; SAPEHIN, 1913; SCHERRER, 1913—15; MAXIMOW, 1913; LÖWSCHIN, 1914; MEVES, 1916—18; N. H. COWDRY, 1917; MOTTIER, 1918; DANGEARD, 1918—21; ALVARADO, 1918—19; MIRANDE, 1919; MANGENOT, 1920; EMBERGER, 1920; NOACK, 1921; RANDOLPH, 1922; usw.).

Wenn wir die Ergebnisse betrachten, zu welchen die genannten Autoren gelangen, so darf man letztere in zwei Gruppen teilen, nämlich eine, die die Entstehung der Plastiden aus Mitochondrien annimmt (so LEWITSKY, GUILLIERMOND, MAXIMOW, COWDRY, MEVES, ALVARADO, MIRANDE, MANGENOT und EMBERGER), und eine andere, welche die Theorie von SCHIMPER vertritt (so A. MEYER, RUDOLPH, SCHERRER, SAPEHIN, MOTTIER, DANGEARD und NOACK).

RUDOLPH (19) nimmt an, daß in den meristematischen Zellen der Phanerogamen zwei untereinander gänzlich verschiedene Zellularorgane bestehen, ungeachtet einer morphologischen und histochemischen Ähnlichkeit, welche eine Unterscheidung überhaupt unmöglich macht, nämlich einerseits Chondriosomen und anderer-

seits junge Plastiden. Diese Gebilde haben verschiedene Entwicklung: Erstere behalten in den erwachsenen Zellen ihr Aussehen und ihre histochemischen Reaktionen bei, während die zweiten sich in Amylo-, Chloro- und Chromoplasten verwandeln<sup>1)</sup>.

Den Behauptungen RUDOLPHs haben SAPEHIN, SCHERRER, MOTTIER und NOACK zugestimmt.

MOTTIER (16) beobachtet in den meristematischen Zellen der Phanerogamen Chondriosomen und fadenartige Gebilde von demselben Aussehen wie diese, wenn auch etwas dicker, welche er „Primordia der Plastiden“ nennt, weil aus ihnen die Plastiden entstehen.

NOACK (17) behauptet, daß in *Elodea*-Blättern von 500  $\mu$  Länge die Plastiden „eine gewisse Ähnlichkeit mit Chondriosomen zeigen“, und daß „noch schwieriger wird die Deutung in Mesophyllzellen etwa 300  $\mu$  langer Blätter“. . . . . „Die langgestreckten Formen“ — fügt er hinzu — „sind häufig vertreten und nähern sich manchmal in Gestalt und Größe so stark den größeren Chondriosomen, daß es bisweilen schwierig ist, diese beiden Gebilde zu unterscheiden.“

Wenn, wie wir schon aus dieser bloßen Darstellung sehen können, die von den genannten zwei Forschern angeführten Tatsachen als Beweis für die Theorie der Individualität der Plastiden bei den Phanerogamen wenig überzeugend sind<sup>2)</sup>, so bilden da-

1) Ziemlich ähnlich ist die Ansicht von DANGEARD (5, 6). Dieser stellt in den meristematischen Zellen drei verschiedene Gebilde fest, nämlich das Sphärom, das Vakuom und das Plastidom. Das erstere, das von den Mikrosomen gebildet würde, interessiert uns hier nicht. Das Vakuom, d. h. das Vakuolarsystem, wird in den meristematischen Zellen von kleinen, runden oder länglichen, mit Metachromatin gefüllten Vakuolen gebildet. Dieses sogenannte Vakuom würde nach DANGEARD demjenigen Gebilde entsprechen, das die anderen Autoren als das Chondriom bezeichnen. Das Plastidom, d. h. die Plastidenvereinigung, hätte in den jungen Zellen das gleiche Aussehen wie die Anfangsstadien des obengenannten Vakuoms. (Siehe auch: ALVARADO (3).)

2) Das Unterscheidungsmerkmal, das nach MOTTIER die Chondriosomen von den „Primordia“ der Plastiden trennt, ist, wie schon GUILLERMOND (12) bemerkt hat, ganz und gar ungenügend, weil es bloß „sur une différence de dimension“ beruht. Die Chondriosomen aber können sehr verschiedene Größen haben, in den Pflanzen- sowie in den tierischen Zellen.

Derselbe Fehler liegt in den Ergebnissen von NOACK vor. Er bemerkt, daß die Größe der Plastiden nach der Vegetationsspitze abnimmt. In den obengenannten 500  $\mu$  langen Blättern sollen die Plastiden eine gewisse Ähnlichkeit mit den Chondriosomen zeigen; in denjenigen von 300  $\mu$  Länge soll diese Ähnlichkeit nach Größe und Form so groß sein, daß es zuweilen schwierig ist, beide Gebilde auseinanderzuhalten. (Siehe auch FRIEDRICHS. (8)).

gegen die Untersuchungsergebnisse von SAPEHIN, SCHERRER und MOTTIER bei den Bryophyten einen sicheren Anhalt dafür.

SAPEHIN (20, 21, 22) verfolgt die Entwicklung der Plastiden durch den ganzen Entwicklungskreis einiger Moose. In den Sporen findet er viele Plastiden, aus welchen die des Protonemas entstehen; aus diesen gingen die der Apikalzelle des Stämmchens hervor, welche ihrerseits alle Plastiden dieses Organes und der Blätter erzeugen. Aus den Plastiden von gewissen Zellen des Stammes gingen weiter die jener Trichome hervor, die sich in Antheridien und Archegonien verwandeln. Die Eizelle führte viele Plastiden, die Spermatozoiden aber nur eine. Aus den Plastiden der Zygote entstanden die der Apikalzelle des Embryos und aus diesen die des Sporogons. Diejenigen Zellen, welche dazu bestimmt wären, das Archespor zu bilden, führten viele Plastiden; durch aufeinanderfolgende Teilungen würde aber bewirkt, daß die jungen Sporen nur je eine Plastide enthalten. Diese einzige Plastide bei den jungen Sporen vervielfältigte sich, so daß die ausgewachsenen Sporen schließlich mehrere hätten. Neben den Plastiden hat SAPEHIN bei allen untersuchten Moosen (*Polytrichum*, *Funaria*, *Bryum*, *Mnium*) das Chondriom gefunden.

SCHERRER (23, 24) findet in den zahlreichen Apikalzellen des Thallusrandes von *Anthoceros* ein entwickeltes Chromatophor, welches sich durch Einschnürung vervielfältigt und die sämtlichen Chromatophoren des Thallus hervorbringen soll. Die Spermatozoiden hätten keine Chromatophoren. Die Zellen der Archegonien, einschließlich der Eizelle selbst, enthielten ein Chromatophor, und das gleiche wäre bei allen Embryozellen der Fall. In dem Archespor nähmen die Chromatophoren (jeweils eines pro Zelle) ein halbmondförmiges Aussehen an; in der Spore verlören die Chromatophoren während der Exinebildung allmählich ihre Farbe; bei der Keimung aber nähmen sie von neuem die grüne Farbe an, wodurch der Eintritt ihrer Tätigkeit angezeigt würde. In der Apikalzelle konnte SCHERRER keine Chondriosomen finden.

MOTTIER (16) stellt in jeder Apikalzelle von *Marchantia* runde Chloroplasten mit ihren Primordien fest und gleichzeitig Chondriosomen. Bei *Anthoceros laevis* hat er alle Ausführungen SCHERRERS mit Bezug auf *A. Husnoti* bestätigt, wobei er außerdem das Chondriom der Apikalzelle fand, welches SCHERRER, wie gesagt, nicht entdecken konnte.

Tatsächlich ist demnach festgestellt, daß in der Apikalzelle der Gametophyten der Muscineen neben den Chondriosomen in völliger morphologischer Unabhängigkeit Plastiden bestehen. In-

folgedessen dürften wir also annehmen, daß in diesen Pflanzen die Plastiden und die Chondriosomen durchaus verschiedene Gebilde sind. Bei den Bryophyten würden sich die Plastiden aus schon bestehenden Plastiden entwickeln, welche mit den Chondriosomen weder Verwandtschaft noch Ähnlichkeit besäßen.

Diese Befunde mit den Ergebnissen bei den Phanerogamen in Verbindung zu bringen, bei welchen die Plastiden aus Gebilden von chondriosomenartigem Aussehen mit dem histochemischen Charakter der Chondriosomen entstehen, ist von großer Wichtigkeit.

Das Problem wäre in zweierlei Weise zu lösen. Erstens, wenn durch eine neue histologische Methode bei den mitochondrienartigen Gebilden des Meristems der Phanerogamen chemische Unterschiede entdeckt werden könnten, aus welchen wir schließen dürften, daß die Elemente, aus denen diese Gebilde bestehen, untereinander nicht gleich sind, sondern eine Mischung zweier ganz verschiedener Kategorien von Zellularorganen darstellen, und zwar einerseits die des Chondrioms, d. h. die wirklichen Chondriosomen, und andererseits die der jüngsten Stufen des Plastidoms, d. h. des Chromatophorensystems SCHIMPERs; zweitens, falls es uns gelänge, zu beweisen, daß bei den Moosen die Plastiden der Apikalzellen aus der Differenzierung von mitochondrienartigen Elementen entstehen wie dies bei den höheren Pflanzen der Fall ist.

Um zu der Lösung des Problems beizutragen, habe ich meine früheren Untersuchungen bei den Phanerogamen (2, 3, 4) auf die Muscineen ausgedehnt. Aus den Ergebnissen meiner noch nicht abgeschlossenen Beobachtungen nehme ich heute diejenigen heraus, die auf den Ursprung der Plastiden bei den Paraphysen von *Mnium cuspidatum* Bezug haben.

## II. Methodisches.

Meine Untersuchungen wurden mittels der ersten Variante der Silberimprägnationsmethode von ACHÚCARRO und RIO-HORTEGA (18) vorgenommen. Es sei mir gestattet, die verschiedenen Phasen dieses Verfahrens hier kurz zusammenzustellen. Die Einzelheiten davon habe ich schon in zwei vorangegangenen Abhandlungen (2, 4) behandelt.

1. Fixierung in 10%iger Formollösung während mehr als 5 oder 6 Tagen.
2. Einbetten in Celloidin.
3. Behandlung der Schnitte unter 50° Erwärmung mit einer 3%igen wässerigen Tanninlösung.
4. Waschen in verdünntem Ammoniak.

5. Imprägnierung der Schnitte in einer verdünnten ammoniakalischen Silberlösung von BIELSCHOWSKY.
6. Waschen in destilliertem Wasser.
7. Vergolden der Schnitte bei 50° mit einer Lösung von gelbem Goldchlorid im Verhältnis 1:500.
8. Fixierung der Schnitte in einer konzentrierten Fixiernatronlösung.
9. Aqua destillata, Alkohol, Kreosot (oder noch besser eine Mischung von Karbol-Xylol-Kreosot), Kanadabalsam.

Die Schnitte muß man mit gebogenen Glasnadeln handhaben. Während der sämtlichen Manipulationen kann das Celloidin beibehalten werden.

Wenn die Färbung gut gelungen ist, dann bleibt das Protoplasma fast farblos, während der Zellkern sich schwach violett färbt und der Nukleolus, die Chondriosomen und die Plastiden stark violett, ja ziemlich schwarz gefärbt werden, je nach der Intensität der Imprägnierung.

### III. Ergebnisse der Untersuchung.

Die vorzeitige Differenzierung der Zellen, welche durch die Teilung der Apikalzelle der Moose entstehen, erschwert außerordentlich die Beobachtung des Chloroplastenursprunges in dem Stämmchen. Aber bei den Paraphysen, wenigstens in denen von *Mnium cuspidatum*, kann man deutlich ihre Entstehung aus chondriosomenartigen Gebilden erkennen.

Wie bekannt, werden bei den weiblichen Pflanzen dieser Art die Paraphysen durch eine einzige Zellenreihe gebildet. Ihr Ursprung ist eine Auswölbung einer oberflächlichen Zelle in der Nähe der Apikalzelle des Stammes; diese Wölbung wird durch eine Wand von der Mutterzelle getrennt und bildet die erste Zelle der Paraphyse. Hinter dieser entstehen eine Reihe weiterer Zellen.

Gerade diese allmähliche Bildung der Paraphysenzellen hat es mir möglich gemacht, die Entstehung der Chloroplasten in ihren verschiedenen Stufen zu verfolgen, da dieselbe in diesen Zellen gleichfalls in fortschreitender Weise vor sich geht.

Die Zellen der Vegetationsspitze, auf deren Kosten sich die Paraphysen bilden, sind von geringer Größe (Fig. 1) und enthalten einen kleinen Kern mit einem kräftigen Nukleolus. In dem Protoplasma zeigt die Methode von ACHÚCARRO und RIO-HORTEGA das Vorhandensein von reichlichen Chondriosomen. Die Mehrzahl derselben sind langgestreckte Chondriokonten mit ihren typischen keulenartigen Enden. Die kugelförmigen Mitochondrien und die

kurzen Stäbchen sind selten. Es fehlt in diesen Zellen jedes Gebilde, welches auf das Vorhandensein von Plastiden schließen ließe.

In den anfänglichen Auswölbungen der Paraphysen, welche an einer dieser Zellen entstehen, bemerkt man im Protoplasma das Vorhandensein zahlreicher Chondriosomen. Einige von ihnen haben die Gestalt von Mitochondrien und andere die von Chondriokonten. Zuweilen gibt es solche, deren hantelförmiges Aussehen man als Teilungszustand deuten könnte; andere sind aber, wie wir alsbald sehen werden, Chondriokonten in den Anfangsphasen ihres Längenwachstums (Fig. 2).

In den etwas vorgeschrittenen Paraphysen, z. B. solchen, die von zwei oder drei Zellen gebildet sind, bemerkt man kugelförmige Mitochondrien in geringerer Anzahl und zahlreiche Chondriokonten von verschiedener Größe. Man kann leicht eine Reihe von Übergangsformen beobachten, welche die kurzen keulenförmigen Stäbchen mit den langgestreckten Chondriokonten verbinden. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die letzteren aus der Verlängerung der ersteren entstanden sind. In Fig. 3 ist das Chondriom einer jungen, nur zweizelligen Paraphyse dargestellt.

Bei den älteren Paraphysen zeigt sich eine Verdickung mancher Mitochondrien und so auch verschiedener Chondriokonten. Die letzteren verdicken sich nicht gleichmäßig in ihrer ganzen Länge, sondern vorzugsweise in dem ursprünglich bereits verdickten Ende. Indessen weisen sie mitunter Zwischenverdickungen auf, welche ihnen gelegentlich das Aussehen von dicken Chondriomiten verleihen (Fig. 4).

Diese Verdickung bei einigen Chondriosomen stellt das Anfangsstadium der Plastiden dar. Man sieht tatsächlich in einigen Zellen (Fig. 5) das Erscheinen kleiner Vakuolen in den knotenartigen Mitochondrien und ebenso in den Anschwellungen an der Mitte sowie an dem Ende der Chondriosomen. Das Aussehen dieser vakuolenführenden Chondriosomen ist vollständig identisch mit solchen, wie sie GUILLIERMOND (11, 12) und MEVES (14, 15) bei einigen Phanerogamen während der Bildung der Stärkekörner beschrieben und abgebildet haben. Auch ähneln sie solchen, wie sie GUILLIERMOND (9) in den Hyphen verschiedener Pilze beschrieben hat, und solchen, wie sie POLICARD, DUBREIL und andere in den tierischen Zellen während der Absonderung von verschiedenen Substanzen (Fett z. B.) beobachtet haben. Die Vakuolen, welche sich im Innern unserer Chondriosomen bilden, sind gleichfalls erzeugt durch die Absonderung einer Substanz, und zwar von Stärke, wie wir gleich sehen werden.

Diese aktiven Chondriosomen können ebensowohl dem Mitochondriotypus als auch dem der Chondriokonten entsprechen. In letzterem Falle können in jedem Chondriokonten eine, zwei oder mehr Vakuolen erscheinen, welche infolge ihres ungleichen Wuchses allmählich die bisher regelmäßige Form der Chondriokonten verändern (Fig. 5, 6, 7, 8, 9).

Dieses Wachsen der Vakuolen geht Hand in Hand mit einer Verdickung der eigentlichen Substanz der Chondriosomen, welche dadurch nach und nach den kräftigen Plastidencharakter annimmt (Fig. 6, 7, 8, 9).

Fig. 7 zeigt eine Paraphysenzelle, in welcher die jungen Plastiden durch alle Übergangsformen mit den typischen Chondriosomen verbunden sind. Die Plastiden, welche aus Mitochondrien oder aus abgeschnürten Enden gewisser Chondriokonten hervorgehen, zeigen mehr oder weniger ovale Form. Diejenigen, welche ihren Ursprung den fadenartigen Chondriosomen verdanken, sind ebenfalls länglich und zeigen verdickte Stellen, die gewöhnlich den Plätzen der Vakuolen entsprechen. Diese Verdickungen sind durch mehr oder weniger gekrümmte fadenartige Stränge miteinander verbunden.

In einer späteren Phase, wie aus den Fig. 8 und 9 ersichtlich, macht sich die Verdickung ebensowohl in der umschließenden mitochondrialen Rinde der Vakuolen als auch in den fadenartigen Strängen bemerkbar. Bei der Betrachtung der so geformten Körper kann es keinem Zweifel unterliegen, daß es sich um wirkliche Plastiden, wenn auch von eigenartigem Aussehen, handelt. Wenn wir lebendes Material beobachten, so zeigen sie deutlich das Vorhandensein von Chlorophyll: diese Körper sind also Chloroplasten.

Später verdicken sich diese jungen Chloroplasten noch mehr, die Anschwellungen werden stärker, die Vakuolen verschwinden nach und nach, indem die in ihnen enthaltene Substanz resorbiert wird, und die Verbindungsstränge brechen manchmal entzwei, wobei sie die verdickten Enden freigeben, oder sie werden kürzer und ziehen also die Enden zusammen. Alle diese verschiedenen Phasen sind in Fig. 10 ersichtlich.

Die nahezu ausgewachsenen Zellen der Paraphysen enthalten schließlich zwei voneinander gänzlich verschieden aussehende Gebilde, nämlich einerseits rundliche, ovale oder längliche mit verdickten Enden, die Chloroplasten, und andererseits Chondriosomen von verschiedener Form (Fig. 10).

Zuletzt nehmen die Chloroplasten entweder durch Trennung der verdickten Enden mittels Einschnürung oder durch Verkürzung

der Zwischenstücke eine rundliche Form an (Fig. 11), wobei sie das Ende ihrer Entwicklung und mit dieser den erwachsenen Zustand erreicht haben.

Die Verwandlung der Chondriosomen in Plastiden geschieht, wie aus den Zeichnungen ersichtlich ist, vorzugsweise in der Nähe des Zellkernes, ein bei den Pflanzenzellen allgemeiner Vorgang.

Was das Ausscheidungsprodukt anbelangt, das in den Vakuolen der Chondriosomen und denjenigen der aus ihnen gebildeten Plastiden enthalten ist, so läßt uns das Vorhandensein eines schwarzen Punktes in ihrer Mitte darauf schließen, daß es sich um ein Stärkekorn handelt, dessen Hilum durch die Silbertanninmethode schwarz gefärbt wird, und zwar aus folgendem Grunde. Wie ich in meiner Abhandlung „*Plastosomas y leucoplastos en algunas Fanerógamas*“ nachgewiesen habe, ist die erste Variante, welche mein Lehrer RIO-HORTEGA (18) in die Methode von ACHÚCARRO (1) eingeführt hat, dazu fähig, in gewisser Weise die Stärkekörner zu färben, und zwar von ihrem Ursprung an. Das Hilum wird intensiv schwarz, während die übrige Substanz des Stärkekorns abwechselnd farblose und dunkelviolette Schichten zeigt, welche jeweils den substanzärmeren und substanzreicheren Schichten des Kornes entsprechen. Der „silbergierige“ Teil des Stärkekorns ist das Hilum und daher am leichtesten zu färben, unter Umständen sogar der einzige, der sich überhaupt färbt. Durch Vergleich vieler und untereinander sehr verschiedener Fälle mit den in dieser Arbeit beschriebenen gelangen wir zu dem Schlusse, daß der Zentralpunkt, der in vielen Vakuolen der jungen Plastiden von *Mnium*-Paraphysen erscheint, das Hilum eines Stärkekornes ist.

#### IV. Erörterungen und Schlußfolgerungen.

Wie leicht verständlich, sind meine Beobachtungen über die Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen bei den Paraphysen von *Mnium cuspidatum* nicht ohne Schwierigkeit mit den von SAPEHIN, SCHERRER und MOTTIER festgestellten Tatsachen in Einklang zu bringen, denn diese Forscher behaupten, daß die Apikalzelle der Bryophyten bereits Chloroplasten enthält, aus denen durch Teilung alle Plastiden des Stämmchens und der Blätter entstehen sollen.

Meine Untersuchungen über den Ursprung der Plastiden in diesen Organen sind noch nicht abgeschlossen, und so werde ich die Behandlung dieses Gegenstandes bei künftiger Gelegenheit wieder aufnehmen. Für dieses Mal beschränke ich mich darauf, die Aufmerksamkeit auf drei Punkte zu lenken, durch welche

sich meine Ergebnisse mit denen der genannten Autoren vereinigen lassen.

1. Man denke zuerst an den besonderen Charakter der Apikalzelle des Muscineensprosses. Diese entsteht nicht aus embryonalen, undifferenzierten Zellen wie die der Vegetationsspitze bei den Phanerogamen, sondern aus bereits spezialisierten Zellen, wie es die grünen assimilierenden Zellen des Protonemas sind.

Man müßte daher den Ursprung der Chloroplasten genau feststellen, die in der Spore während ihrer Keimung vorhanden sind, da dieselben vielleicht nicht aus den Chloroplasten entstehen, welche bei der Reife der Sporen im Sporogon sich vorfinden, sondern möglicherweise später durch Differenzierung von Mitochondrien. Der Umstand, daß nach SCHERRER (23, 24) bei *Anthoceros* das typische halbmondförmige Chromatophor der Archesporzellen in den Sporen die Form einer „flachen Scheibe“ annimmt und während der Exinebildung die Farbe verliert, um späterhin bei der Keimung der Spore wieder zu ergrünen, dieser Umstand stellt vielleicht eine Unterbrechung in dem Entwicklungsgange der Chloroplasten dar, parallel derjenigen, welche bei den Phanerogamen die vor der Samenreife in dem Embryo entstehenden Leukoplasten von denjenigen trennt, die nachher bei der Samenkeimung in dem Embryo tätig sind. Das letztere Problem verursachte die bekannte Polemik zwischen SCHIMPER und BELZUNG (1887) über den Ursprung der Plastiden und wurde schließlich als im Sinne von SCHIMPER gelöst erachtet, indem angenommen wurde, daß die in den Embryonen während ihrer Keimung tätigen Plastiden dieselben seien, welche vorher die Reservestärke erzeugten. Aber wie GUILLIERMOND (10) und ich (2) nachgewiesen haben, wird die in den Embryonen während der Keimung erscheinende Stärke in Chondriosomen gebildet oder auch in den Plastiden, die aus jenen durch Wachstum entstehen. Die Plastiden dagegen, welche die Reservestärke erzeugen, verschwinden vollständig während des Reifungsvorganges.

In dem Falle, daß die Chloroplasten von *Mnium* tatsächlich durch Differenzierung aus Chondriosomen der Spore entstünden, wäre es nicht befremdend, wenn in gewissen Zellen der Gametophyten, z. B. in den Paraphysen, eine Neubildung derselben stattfände.

2. Behauptet man, daß die Spore vom Sporophyten neben den Chondriosomen auch ausgebildete Plastiden mitbekäme, welche dann in das Protonema übergängen, so wäre das mit der Theorie der Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen ohne Schwierig-

keit zu vereinbaren. In der Tat erfolgt die Chlorophyllbildung bei den Muscineen, wie GUILLIERMOND (13) bemerkt, in ununterbrochener Weise. Das ist also wohl so zu deuten, daß, da die Chloroplasten teilungsfähig sind, manche von diesen in die Sporen übergehen und ihr Leben im Gametophyten fortsetzen, welcher bei der Sporenkeimung entsteht. Das Vorhandensein von Plastiden in der Apikalzelle des Muscineenstämmchens, ja auch in den Sporen, ist mithin nicht damit unvereinbar, daß in gewissen Zellen dieser Pflanzen sich neue Chloroplasten durch Umwandlung von Chondriosomen bilden.

3. Meine Ergebnisse wären auch durch Vermittlung der EMBERGERSchen Entdeckungen mit denen von SAPEHIN, SCHERRER und MOTTIER in Einklang zu bringen. EMBERGER hat in der Tat beobachtet, daß bei den Farnen während der Bildung der Sexualzellen die Chloroplasten in der Größe allmählich zurückgehen, die Farbe verlieren und sich schließlich in Chondriosomen verwandeln. Es könnte sich wohl in den Muscineen der Fall der Filicinae wiederholen. In der Tat ist die Stelle, wo bei *Mnium* die Paraphysen entstehen, die gleiche, wo die die Antheridien oder Archegonien bildenden Trichome erscheinen. In diesem Falle wären die den Chloroplasten vorausgehenden Chondriosomen bei den *Mnium*-Paraphysen das Ergebnis des Rücklaufes von früheren Chloroplasten, welche sich durch Teilung von Chloroplasten der Apikalzelle gebildet hätten.

Allein solange diese Frage nicht entschieden ist und in Anbetracht der Unmöglichkeit, die mitochondrienähnlichen Gebilde, aus welchen die Plastiden entstehen, nach ihrer Form oder nach ihren histochemischen Charakteren von denjenigen Gebilden zu unterscheiden, die in den erwachsenen Zellen unverändert bleiben und das Chondriom darstellen, erscheint es mir erlaubt, aus meinen Untersuchungen die nachstehenden Schlüsse zu ziehen:

1. Bei den Muscineen existieren zum mindesten gewisse Chloroplasten, deren Ursprung wie bei den höheren Pflanzen ein Chondriosom ist.

2. Der Verlauf der Umwandlung der Chondriosomen in Chloroplasten ist durchaus identisch mit dem Vorgange, wie ihn verschiedene Forscher bei den Phanerogamen beobachtet haben.

3. Die Chloroplasten der *Mnium*-Paraphysen sind also bloß Chondriosomen, die sich zur Kohlensäure-Assimilation differenziert haben.

Ich muß schließlich darauf hinweisen, daß die Übereinstimmung meiner Ergebnisse bei den Muscineen mit denen anderer Forscher bei den Phanerogamen um so beachtenswerter ist, als die Unter-

suchungsmethode, die ich angewandt habe, sich gänzlich von den Methoden der genannten Beobachter unterscheidet.

Die vorliegende Mitteilung wurde während des verflossenen Sommers im Pflanzenphysiologischen Institut der Berliner Universität ausgearbeitet. Dem Herrn Direktor, Geh. Rat Prof. Dr. HARERLANDT, bin ich für viele wertvolle Anregungen großen Dank schuldig. Seiner Freundlichkeit ist es ferner zuzuschreiben, daß mir an der genannten Stelle ein Arbeitsplatz zur Verfügung gestellt wurde.

#### Literaturverzeichnis.

1. ACHÚCARRO, Nuevo método para el estudio de la neuroglia y del tejido conjuntivo. Bol. de la Soc. española de Biol., T. I (1911—12).
2. ALVARADO, Plastosomas y leucoplastos en algunas fanerógamas. Trab. del Mus. Nac. de Ciencias Nat. de Madrid, Ser. Bot. n. 13 (1918). Und. Trab. del Lab. de Invest. biol. de la Universidad de Madrid, T. XVI (1918).
3. —, El condrioma y el sistema vacuolar en las células vegetales. Bol. de la R. Soc. española de Hist. Nat., T. XVIII (1918).
4. —, Sobre el estudio del condrioma de la célula vegetal con el método táno-argéntico. Bol. de la Soc. española de Hist. Nat., T. XVIII (1918).
5. DANGEARD, Sur la nature du chondriome et son rôle dans la cellule. C. R. Ac. Sc. (1918).
6. —, Nouvelles recherches sur la nature du chondriome et ses rapports avec le système vacuolaire. Bull. Soc. Bot. de Fr. (1919).
7. EMBEBGER, Etude citologique des organes sexuelles des Fougères. C. R. Ac. Sc. (1920).
8. FRIEDRICHS, Die Entstehung der Chromatophoren aus Chondriosomen bei *Helodea canadensis*. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 61 (1922).
9. GUILLIERMOND, Sur le rôle du chondriome dans l'élaboration des produits de réserve des champignons. C. R. Ac. Sc. (1913).
10. —, Sur la formation de l'amidon dans l'embryon avant la maturation de la graine. C. R. Soc. de Biol., T. LXXIV (1914).
11. —, Sur la signification du chondriome. Rev. Gen. de Bot., T. XXX (1918).
12. —, Sur l'origine mitochondriale des plastides. Ann. des Sc. Nat., 10. Ser., T. I (1919).
13. —, Sur l'évolution du chondriome dans la cellule végétale. C. R. Ac. Sc. (1920).
14. MEVES, Historisch-kritische Untersuchungen über die Plastosomen der Pflanzenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXXXIX, Abt. I (1917).
15. —, Über Umwandlung von Plastosomen in Sekretkügelchen, nach Beobachtungen an Pflanzenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XC, Abt. I (1918).
16. MOTTIER, Chondriosomes and the Primordia of chloroplasts and leucoplasts. Ann. of Bot., T. XXXII (1918).
17. NOACK, Untersuchungen über die Individualität der Plastiden bei Phanerogamen. Zeitschr. f. Bot., Bd. XIII (1921).
18. RIO-HORTEGA, Nuevas reglas para la coloración constante de las formaciones conectivas por el método de ACHÚCARRO. Trab. del Lab. de Invest. biol. de la Universidad de Madrid, T. XIV (1916).

- 96 S. ALVARADO: Die Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen usw.
19. RUDOLPH, Chondriosomen und Chromatophoren. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XXX (1912).
20. SAPEHIN, Über das Verhalten der Plastiden in sporogenem Gewebe. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XXIX (1911).
21. —, Untersuchungen über die Individualität der Plastiden. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XXXI (1913).
22. —, Ein Beweis der Individualität der Plastide. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XXXI (1913).
23. SCHERRER, Die Chromatophoren und Chondriosomen von *Anthoceros*. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XXXI (1913).
24. —, Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei *Anthoceros*. Flora, Bd. CVII (1915).

---

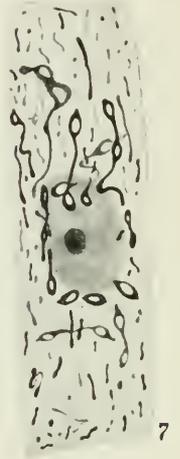
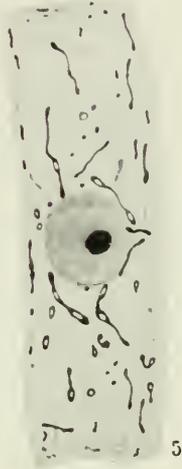
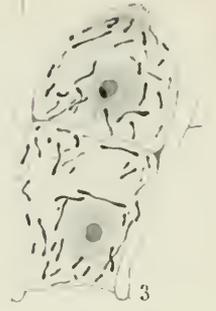
#### Erklärung der Abbildungen.

Die Abbildungen der Tafel I sind mit LEITZ' hom. Imm. 1/12" und Ok. 4 unter Benutzung des ABBESchen Zeichenapparates bei Projektion auf Tischhöhe entworfen.

Die Präparate waren mit der „ersten Variante“ der Tanninsilber-impregnationsmethode von ACHÚCARRO und RIO-HORTEGA gefärbt.

Die Figuren zeigen die Chloroplastenbildung in den Paraphysenzellen der weiblichen Pflanzen von *Mnium cuspidatum*.

- Fig. 1. Oberflächenzellen des Stammes, welche Paraphysen bilden. Im Protoplasma sind nur Chondriosomen vorhanden.
- Fig. 2. Junge Paraphyse, welche bloß aus der Auswölbung einer Epidermiszelle besteht. Im Protoplasma sind nur Mitochondrien und kurze Chondriokonten.
- Fig. 3. Junge Paraphyse, welche nur von zwei Zellen gebildet ist, die bloß Chondriosomen, meistens in Form von fadenartigen Chondriokonten, aufweisen.
- Fig. 4. Eine etwas weiter vorgeschrittene Zelle, welche verdickte Mitochondrien und Chondriokonten zeigt.
- Fig. 5. Zelle mit Mitochondrien und Chondriokonten, welche Ausscheidungsvakuolen bilden.
- Fig. 6. Eine noch etwas weiter vorgeschrittene Phase wie die vorhergehende.
- Fig. 7. Die „aktiven Chondriosomen“ sind stark gewachsen, ebenso wie ihre Vakuolen, und nehmen das Aussehen von Plastiden an.
- Fig. 8 u. 9. Zwei aufeinanderfolgende Zellen einer Paraphyse mit etwas größeren und kräftigeren Plastiden als bei den vorhergehenden. Man bemerkt bei einigen Vakuolen in der Mitte einen schwarzen Punkt, welcher das Hilum eines Stärkekornes ist.
- Fig. 10. Zelle mit nahezu ausgebildeten Plastiden. Aufsaugung der Ausscheidungsvakuolen, Verdickung des Somas und Verkürzung bzw. Abschnürung der verdickten Enden.
- Fig. 11. Paraphysenzelle mit vollständig ausgebildeten Chloroplasten, von denen mehrere Teilungsphasen zeigen. Bei einem sieht man eine große Vakuole.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Alvarado S.

Artikel/Article: [Die Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen in den Paraphysen von \*Mnium cuspidatum\*. 85-96](#)