Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei Anthoceros.

Von **Arthur Scherrer.**

(Mit Tafel I—III).

Einleitung.

Nachdem Sachs durch seine experimentellen Untersuchungen die Chlorophyllkörner als Assimilationsorgane der Pflanze erkannt hatte, waren es vor allem aus dieser wichtigen Feststellung sich ergebende physiologische Fragen, welche während längerer Zeit das Interesse der Forscher in vermehrtem Maße in Anspruch nahmen. Erst als Schimper (1880) die Stärkebildner, die „Organe der Stärkebildung in den nicht assimilierenden Zellen", auffand, wurde die allgemeine Aufmerksamkeit wieder mehr auf die morphologischen und biologischen Verhältnisse, namentlich auf die Frage nach der Entstehung der Chromatophoren gelenkt. Es entstanden eine Reihe grundlegender Arbeiten, welche eine Umwälzung der damaligen, von Sachs (1862), Pfeffer (1872), Haberlandt (1877) u. a. vertretenen Anschauungen über die Entstehungsgeschichte der Chromatophoren herbeiführten.

Schmitz (1882), Schimper (1883, 1885) und Meyer 1883, I) kamen durch eingehende, zum Teil unabhängig voneinander angestellte Untersuchungen an den verschiedensten pflanzlichen Objekten zu dem Ergebnis, daß die Chromatophoren individualisierte Zellbestandteile darstellen, die sich höchstwahrscheinlich niemals durch Neubildung, sondern ausschließlich durch Teilung vermehren. Diese Lehre von der Individualität der Chromatophoren fand allseitige und nachhaltige Anerkennung. Trotzdem sind die Untersuchungen über die Entstehung der Chromatophoren seither keineswegs zum Abschluß gekommen. Die Kontinuitätslehre war nicht so fest begründet, daß ein anderes Resultat von vornherein als gänzlich ausgeschlossen hätte erscheinen müssen. Schimper selbst sagt doch (1885, pag. 12): „Ja, ich muß gestehen, daß die Beweiskraft meiner mühsam erworbenen Resultate über die Entstehung

der Chromatophoren bei den höheren Pflanzen zum guten Teil auf der vollständigen Analogie, welche sie mit den Algen, wo die Vorgänge leicht zu kontrollieren sind, aufgedeckt haben, beruht."

So halten Mikosch (1886) und Belzung (1887, 1891) an der alten Ansicht fest, wonach die Chlorophyllkörner einem im Zellplasma vor sich gehenden Differenzierungsprozeß ihre Entstehung verdanken. Außerdem können nach Belzung die durch Kristallisation der in der Zelle gelösten „matière amylacée" entstandenen Stärkekörner durch direkte Metamorphose in Chlorophyllkörner („chloroamylites") übergehen. Nicht weniger Bedenken als Belzung, dessen erste Arbeit von Schimper (1887) einer eingehenderen Kritik unterzogen wurde, erregte Eberdt (1891) mit seinen verworrenen Ansichten über die Stärkebildner.

Wertvolle Beiträge für die Schimper-Meyer'schen Ansichten lieferten Bredow (1891), Famintzin (1893) und Miller (1911) durch ihre Untersuchungen der Chromatophoren in reifenden und keimenden Samen.

Auf die Chromatophorenkontinuität gründet Mereschkowsky (1905, 1910) seine Symbiosentheorie; er deutet die Pflanzenzelle als ein symbiontisches Verhältnis einer Tierzelle mit in sie eingedrungenen Cyanophyceen. Ähnliche Ansichten vertritt auch Famintzin (1912, I, II, III), der namentlich die experimentelle Seite des Problems, ob die Zelle nicht einen symbiontischen Komplex darstellen könnte, schon bedeutend gefördert hat.

Im schärfsten Gegensatz zu diesen, eine Kontinuität der Chromatophoren voraussetzenden Theorien, stehen die Angaben einer Entstehung der Chromatophoren aus dem Zellkern. Seit Gris (1857) ist dieser Gedanke nie mehr aufgetaucht, bis vor wenigen Jahren nacheinander zwei Forscher dem Zellkern neuerdings eine Rolle bei der Chromatophorenentstehung übertragen haben. 1909 beschreibt Schiller die bei der Keimung auftretenden Chromatophoren als Abkömmlinge eines oder mehrerer Nukleoli, die aus dem Zellkern „wandern" oder „explosionsartig" aus demselben herausgeschleudert werden, in kleine Körnchen (Chromatophoren) zerfallen, die sich dann in der ganzen Zelle verteilen. Die zweite der erwähnten Arbeiten enthält eine Beobachtung von Stauffacher (1910), der folgenden Entstehungsvorgang der Chromatophoren angibt: Junge Chromatophoren liegen immer in der Kernsubstanz. Das runde Chlorophyllkorn paßt dabei genau in eine entsprechende Einbuchtung des Kerns. „Die Situation ist nur

dadurch zu erklären, daß wir annehmen, die Chlorophyllkörner seien da, wo sie jetzt liegen, entstanden und zwar aus dem Kern.“ Dieser wird dabei in gleichem Maße kleiner, als die entstandenen Chlorophyllkörner an Zahl und Größe zunehmen.

Die sowohl unter sich, als von den Resultaten anderer Autoren außerordentlich stark abweichenden Ergebnisse der Schiller'schen und Stauffacher'schen Arbeiten, gaben Veranlassung zu vorliegenden Untersuchungen.

Meine Untersuchungen über Entstehung und Vermehrung der Chromatophoren in Pflanzenzellen begannen im Dezember 1910 und sollten vergleichend an den verschiedensten Vertretern des Pflanzenreiches ausgeführt werden. Durch Herrn Prof. Dr. A. Ernst beraten, wählte ich folgende Untersuchungsobjekte:

Als Vertreter der Algen: Chara ceratophylla, der Lebermoose: Fegatella conica, der Laubmoose: Funaria hygrometrica und Mnium punctatum, der Pteridophyten: Phyllitis Scolopendrium, Selaginella Martensii, Equisetum arvense und maximum, von Gymnospermen: Larix decidua, Taxus tardiva, Cephalotaxus Fortunei und Tsuga canadensis und endlich als Repräsentanten der Angiospermen: Elodea canadensis, Lilium tigrinum, Amaryllis formosissima, Hippuris vulgaris und Tussilago Farfara.

Als kurz nach Beginn meiner Untersuchungen von Lewitsky (1910) und Pensa (1910) eine Entstehung der Chromatophoren aus Chondriosomen behauptet wurde, mußte ich auch zu dieser Frage Stellung nehmen. Das machte die Anwendung spezieller Fixierungs- und Färbungsmethoden auf die ganze Reihe der nach älteren Angaben präparierten Objekte nötig.

Nach Überwindung der technischen Schwierigkeiten gelang es mir festzustellen, daß in gewissen Pflanzenzellen Strukturen sich differenzieren lassen, die weder als deformierte Chromatophoren, noch sonst als Kunstprodukte angesehen werden dürfen und denen sowohl nach Benda'scher Behandlung, als nach Eisenhämatoxylinfärbung eine vollkommene färberische und morphologische Analogie mit den tierischen Chondriosomen zukommt. Ich werde die erwähnten Plasmaeinschlüsse ebenfalls mit dem Ausdruck Chondriosomen belegen, als Kollektivbegriff für Mitochondrien und Chondriokonten. Es soll später begründet werden, warum diese Bezeichnungen für Gebilde pflanzlicher Zellen beibehalten wurden, trotzdem deren Identität mit den tierischen Chondriosomen — bei der jetzt in der Zoologie herrschenden Auf-

fassung wenigstens — mir nach meinen erhaltenen Resultaten sehr zweifelhaft erscheinen will.

In älteren Zellen höherer Pflanzen sind Chromatophoren und Chondriosomen, trotz gleicher Färbbarkeit, leicht zu unterscheiden. In Meristem- und Eizellen treten aber Körner auf, die nach ihrem tinktoriellen Verhalten, sowie nach Form und Größe ebensogut für Jugendstadien in Entwicklung begriffener Chromatophoren, wie als Mitochondrien oder kleine Chondriokonten angesehen werden können. Die Verhältnisse liegen nicht eindeutig genug, um für oder gegen eine Auffassung, wie sie von Lewitsky und Pensa geäußert wurde, angeführt werden zu dürfen. Ich sah deshalb von einer Fortsetzung der Untersuchungen höherer Pflanzen vorerst ab. Da auch die Ergebnisse bei Chara ceratophylla und den oben aufgeführten Leber- und Laubmoosen nicht völlig befriedigten, galt es, ein Objekt ausfindig zu machen, das bei einfachstem Bau und bestimmter, möglichst kleiner Chromatophorenzahl, den mannigfachen komplizierten, technischen Behandlungen keine zu großen Schwierigkeiten entgegenstellte, wie gerade die Algen, welche die übrigen Wünsche sonst genügend erfüllt hätten. Herr Prof. Dr. A. Ernst empfahl mir Anthoceros. Dieses Lebermoos zeigt neben den bereits erwähnten, noch weitere Verhältnisse, die sich für meine speziellen Untersuchungen als die denkbar günstigsten erwiesen. Der zarte Bau von Thallus und Sporogon ermöglicht ein vollständiges Eindringen der Fixierungsflüssigkeiten in alle Gewebepartien; Zerschneiden oder Injektionen, also Eingriffe, die im allgemeinen für feinere cytologische Untersuchungen nicht zu empfehlen sind, müssen nicht angewendet werden. Die Resistenzfähigkeit des großen, in Einzahl vorkommenden Chromatophors gegenüber Fixierungsmedien gibt nie zu Zweifeln Anlaß, ob man Chondriosomen oder deformierte Chromatophoren vor sich habe. Das Fehlen von Ölkörpern und der fast gänzliche Mangel irgendwelcher Fettsubstanzen im ganzen Entwicklungsgang, sind für die Klarheit der Bilder von großer Bedeutung. Die Organisation des Sporogons ermöglicht es, auf einem oder wenigen Schnitten, das Verhalten der Chromatophoren während der Sporogenese festzustellen. Endlich bildet die Durchsichtigkeit der Sporenmutterzellen bis nach der Tetradenteilung ein nicht zu unterschätzendes Moment für die Lebendbeobachtung.

An Anthoceros sollte nun die Lösung folgender Fragen angestrebt werden: Sind die Chromatophoren individualisierte Zellbestandteile, die sich, entsprechend den Angaben von Schimper (1883, 1885), Meyer (1883, I) u. a., nur durch Teilung vermehren, oder differen-

zieren sich die Chromatophoren aus Chondriosomen, wie neuerdings von Pensa (1910, 1911 und 1912), Lewitsky (1910, 1911, I u. II), Guilliermond 1911, II u. f.), Forenbacher (1911) und Nicolosi-Roncati (1912, II) angegeben worden oder findet sonst in Pflanzenzellen irgendwie eine Chromatophorenneubildung statt?

Die erhaltenen Resultate sind im II. Teil dieser Arbeit niedergelegt, dem sich ein weiterer Hauptabschnitt angliedert, der von obiger Fragestellung unabhängige Beobachtungen enthält.

Die Ansicht von der genetischen Unabhängigkeit der Chromatophoren und Chondriosomen, welche in vorliegender Arbeit bewiesen werden soll, ist in allerletzter Zeit auch von anderen Forschern geäußert, aber nur in einem einzigen Falle mit den nötigen Beweisen belegt worden. So versucht Schmidt (1912, I u. II) in zwei kritischen Referaten auf rein induktivem Wege alle „Zweifel über die Entwicklung der Chromatophoren aus Chromatophoren" zu zerstreuen und kommt ferner zu dem „genügend empirisch gestützten Schlusse", daß die pflanzlichen Chondriosomen insgesamt nur „wechselnd gestaltete Chromatophoren in den verschiedensten Stadien ihrer Entwicklung" sein können. Rudolph (1912) ist bei der Nachuntersuchung der Lewitsky'schen Angaben über die Chondriosomen der Keimlinge und älteren Sprosse von Asparagus officinalis zu einem etwas abweichenden Befunde gelangt. Nach Rudolph dürfen die Chromatophoren weder als Derivate der Chondriosomen, noch die Chondriosomen als Entwicklungsstadien der Plastiden angesehen werden. Gewisse Figuren der Tafel XVIII, namentlich Fig. 5 und 6, sprechen nun allerdings für eine solche Deutung; aber die Frage, ob in den jüngsten Meristemzellen und Eizellen (welche gar nicht in die Untersuchung einbezogen wurden), nicht doch Beziehungen zwischen Chromatophoren und Chondriosomen bestehen, ist von Rudolph keineswegs gelöst worden. Erst Sapěhin hat im Septemberheft der Ber. der Deutsch. botan. Ges. 1913 — zu einer Zeit, wo meine Untersuchungen schon abgeschlossen waren und ich bereits eine vorläufige Mitteilung meiner Ergebnisse vorbereitete — Resultate von Untersuchungen an günstigeren Objekten (Polytrichum, Funaria, Bryum, Mnium) mitgeteilt, welche die Frage einer definitiven Lösung — wenigstens für die Laubmoose — näher gebracht haben. Sapěhin fand „in der Spore, dem Protonema, der Scheitelzelle des jungen und älteren Stengels, während der Ovo- und Spermatogenese, im Embryo und seiner Scheitelzelle, im Archesporium und wieder in der Spore" stets Chromatophoren vor, die nur durch Teilung aus einander hervorgingen. War so die „Individualität

der Plastide ganz klar demonstriert", so zeigte anderseits das Vorkommen von Chondriosomen in fast allen Zellen des Gameto- und Sporophyten ebenso klar, daß „die Plastiden und die Chondriosomen voneinander ganz unabhängig sind".

Ich bin zu übereinstimmenden, in vielen Punkten aber noch beweiskräftigeren Feststellungen gelangt.

Bevor ich mich aber der Darlegung der eigenen Ergebnisse zuwende, will ich nicht versäumen der Herren dankbar Erwähnung zu tun, die das Zustandekommen meiner Arbeit fördern halfen. In erster Linie drängt es mich, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Ernst, den aufrichtigsten Dank auszusprechen für das rege Interesse und die wertvollen Ratschläge, mit welchen er meine Untersuchungen förderte, für die große Bereitwilligkeit, mit welcher er mir bei der Beschaffung von Material und Literatur zur Seite stand und endlich für die mir gütigst zur Verfügung gestellten, eigenen Bücher und optischen Instrumente. Ferner schulde ich verbindlichsten Dank den Herren Dr. K. Müller, Augustenberg, Baden und Dr. A. Näf in Neapel, die mir durch freundliche Vermittlung von Herrn Prof. Dr. A. Ernst das notwendige Material von Anthoceros verschafften.

I. Material und Methoden der Untersuchung.

Ich untersuchte zwei Arten der Gattung Anthoceros:

Anthoceros Husnoti und A. punctatus.

Anfangs August 1912 übersandte mir Herr Dr. K. Müller, Assistent an der Großherzogl. bad. landwirtsch. Versuchsanstalt in Augustenberg, einer der besten Lebermooskenner Deutschlands, lebendes und nach meinen Angaben fixiertes Material von Anthoceros Husnoti, aus dem nördlichen Schwarzwald (oberhalb Raumünzach, im Murgtale). Die lebenden Pflänzchen, die durch den Transport nicht im geringsten gelitten, wurden bei mäßiger Feuchtigkeit, auf gewöhnlichen Porzellantellern unter Glasglocken im Laboratorium gehalten. Die Kulturen entwickelten sich völlig normal und besser als im Warmhaus. Ein Teil der kultivierten Anthocerospflänzchen wurde nach einigen Tagen von mir fixiert und erwies sich bei späterer Verarbeitung als durchaus gleichwertig den am natürlichen Standort fixierten. Nach dem Verwelken der reifen Sporogone, von denen einige die ungewöhnliche Länge von 8—9 cm erreichten, setzte ein kräftiges Wachstum der Thallome ein. Sie hielten sich den ganzen Winter über und erzeugten reichlich Archegonien und Antheridien, so daß mir sowohl für

Lebenduntersuchung, wie zur Fixierung genügend Material zur Verfügung stand.

Zum Zwecke einiger Ergänzungs- und Kontrolluntersuchungen sammelte mir Herr Dr. A. Näf Ende Februar 1913 Anthocerosmaterial bei Neapel, am Wege von Antigniano nach Camaldoli. Herr Dr. K. Müller bestimmte die Art als Anthoceros punctatus. Unter den zum Teil schon der Reife entgegengehenden Sporogonen befanden sich sehr junge Embryonen, deren Untersuchung die Lücken in meinen Ergebnissen in willkommener Weise auszufüllen gestattete.

Zur Darstellung der Chondriosomen hielt ich mich, von einigen Abänderungen abgesehen, an die ursprüngliche Benda'sche Methodik. Die frischen Objekte kamen zur Fixierung in „Benda'sche Flüssigkeit": 15 Vol. 1 %ige Chromsäure, 4 Vol. 2 %ige Osmiumsäure, 3—5 Tropfen Eisessig. Gegenüber der Originalmischung von Flemming weist die Benda'sche Modifikation einen minimalen Gehalt an Essigsäure auf, da diese bei stärkerer Konzentration auf die Chondriosomen löslich wirken soll. Der Zartheit der Objekte Rechnung tragend, verwandte ich auch $^1/_2$ %ige Chromsäure; die Schrumpfungserscheinungen waren bedeutend geringer. Nach der angegebenen Zeit wurden die Objekte kurz ausgewaschen (1—2 Stunden) und hierauf der Postchromierung unterworfen, und zwar für 24 Stunden in einem Gemisch von Acetum pyrolignosum rectificatum und 1 %iger Chromsäure zu gleichen Teilen und für weitere 24 Stunden in einer 2 %igen Kaliumbichromatlösung. Jetzt erfolgte die gründliche Auswaschung während 24 Stunden in mehrfach erneuertem oder besser noch fließendem Wasser. Der vollständigen Entwässerung schloß ich sofort die Paraffindurchtränkung an, unter Verwendung von Xylol als Überführungsmedium. Die so behandelten Stücke zeigten makroskopisch keine Schwärzung, sondern die für nicht besonders fettreiche Gewebe charakteristische goldbraune Färbung.

Statt auf Deckgläschen klebte ich die Schnitte mit Eiweißglyzerin (Benda mit Wasser) direkt auf die Objektträger. Der Vorteil ist ersichtlich; er läßt sich aber in Fällen, wo große Schnittserien gefärbt werden müssen, nur unter bedeutender Mehrarbeit ausnützen. Die vom Paraffin befreiten 5—10 μ dicken Schnitte wurden in Wasser heruntergeführt, für 24 Stunden in einer 4 %igen Lösung von schwefelsaurem Eisenoxydammonium gebeizt und nach Abspülen in destilliertem Wasser in eine hellgelbe, wässerige Lösung von alizarinsulfosaurem Natrium (Kahlbaum) übertragen: 1 ccm einer gesättigten alkoholischen

(70%) Lösung auf 80—100 ccm destill. Wasser. Benda empfiehlt nun, die Schnitte vor dem Übertragen in das Kristallviolettgemisch, mit Fließpapier abzutrocknen. Diese Prozedur birgt Gefahren in sich und liefert durch die immer zurückbleibenden Papierhärchen unreine Bilder. Ich habe deshalb die Präparate nach der Alizarinfärbung mit destilliertem Wasser abgespült und dann je zwei Objektträger in eine viereckige flache Schale mit dem zur Hälfte mit destilliertem Wasser verdünnten Kristallviolett, Sol. Benda (Grübler), gebracht. Nach dem Erkalten der bis zur Dampfbildung sorgfältig erwärmten Farblösung, wurde der überflüssige Farbstoff mittelst Wasser aus den Schnitten entfernt und diese in 30%iger Essigsäure, bei mikroskopischer Kontrolle, 1—2 Minuten differenziert. Die durch Wasser von Essigsäure vollständig befreiten Schnitte trocknete ich wieder nicht mit Fließpapier, sondern an der Luft; bei aufrechter Stellung der Präparate im Farbkasten sind sie nach wenigen Minuten so weit trocken, daß sie nach kurzem Eintauchen in absoluten Alkohol und Bergamottöl in Xylol übertragen und in säurefreien Canadabalsam eingeschlossen werden können.

Bei einiger Übung erzielt man eine prächtige Kontrastwirkung zwischen den violetten, oft wie Bakterien erscheinenden Chondriosomen, dem rötlichbraunen Cytoplasma und den ebenso gefärbten ruhenden Kernen.

Da die Benda'sche Färbungsmethode sich auch zur Differenzierung der Chromatophoren ebensogut oder noch besser eignet als jede andere Färbung, so kam sie bei meinen Untersuchungen fast ausschließlich zur Anwendung.

Das Benda'sche Verfahren ist umständlich und ich habe deshalb versucht, dasselbe in einigen Punkten zu vereinfachen. Die Färbung, deren Effekt auf der Anwendung „der zwischen Eisenalizarin und basischen Anilinfarben entstehenden Doppellacke" beruht, muß im Prinzip unverändert bleiben; dagegen kann bei der Härtung zarter Objekte, wie Anthoceros, die ganze Prozedur der Postchromierung wegfallen. Für dichtere Gewebe, die dem raschen und tiefen Eindringen der Flemming'schen Lösung größeren Widerstand entgegenstellen, bietet die sekundäre Chromierung, wie meine Erfahrungen bestätigen, den Vorteil, daß „Härtungsergebnisse, die auch ohne Postchromierung gelegentlich gelingen, mit größerer Sicherheit eintreten" (Benda) und daß in tieferen Zellschichten die Darstellung der Chondriosomen noch möglich ist!

Die Gemische von Regaud (80 ccm 3%iges Kaliumbichromat und 20 ccm käufliches Formol) und Lewitsky (85 Tl. 10%iges Formalin,

15 Tl. 1 %ige Chromsäure und nachfolgende Behandlung mit starkem „Flemming") fixieren die Chondriosomen von Anthoceros ebenfalls, liefern aber bei weitem nicht die optisch differenten Bilder wie die Benda'sche Härtung. Zudem erlauben diese Methoden keine Sichtbarmachung der Chondriosomen mit dem Eisenalizarindoppellack; sie beschränkt sich auf eine bloße Eisenhämatoxylinfärbung. Diese Färbung, deren ich mich für die Regaud'sche und Lewitsky'sche Fixierung ausschließlich, für die Benda'sche nur ausnahmsweise bediente, gab bei Befolgung der von Heidenhain (1890) für die Zentralkörperdarstellung gegebenen Originalvorschrift sehr gute Resultate.

Lewitsky (1910) empfiehlt für die Formol-Chromsäurefixierung eine Nachbehandlung mit starkem Flemming'schen Gemisch. Damit will Lewitsky offenbar eine der Postchromierung gleichkommende Wirkung erreichen. Ich habe gefunden, daß diese Nachfixierung zur Darstellung mitochondrialer Strukturen bei Anthoceros nicht nur nicht nötig ist, daß sie aber, und das ganz allgemein, eine starke Schwärzung der Gewebe, auch der fettfreien, hervorruft. Die Schwärzung ist nicht bloß eine äußerliche, makroskopische, sondern sie äußert sich auch in den Schnitten sehr störend.

II. Die Kontinuität der Chromatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei Anthoceros.

1. Die Chromatophoren und Chondriosomen in den Zellen und Organen der Geschlechtsgeneration.

Am Außenrande des zarten, blattlosen, halbkreis- bis kreisförmigen, oft auch mehr bandartigen Thallus befinden sich zahlreiche, keilförmige Scheitelzellen. Sie liegen, je nach der Intensität des Wachstums, bald in tieferen, bald in seichteren Einbuchtungen des Thallusrandes, wodurch längere und kürzere, mehr oder weniger gekräuselte Randlappen entstehen. Ich will hier die Frage, ob eine Gruppe gleichwertiger Scheitelzellen, also eine Scheitelkante, einen Vegetationsscheitel bilden, oder ob eine Zelle allein die Segmentbildung veranlaßt, nicht diskutieren. Die letztere Auffassung scheint mir nach meinen Beobachtungen die wahrscheinlichere zu sein und wird auch in den folgenden Ausführungen vertreten werden (vgl. Müller 1906, pag. 2).

Jede Scheitelzelle ist dicht mit Plasma erfüllt und enthält immer einen großen, scheiben- oder linsenförmigen Chromatophor. Die Gestalt ergibt sich leicht aus der Vergleichung der verschiedenen Chromatophorenbilder in Fig. 1. Die Scheitelzelle und die — aus der Lage

der Kerne zu schließen — eben abgetrennte, jüngste Segmentzelle weisen je einen Chromatophor auf, der in Flächenansicht oder im Flächenschnitt sichtbar ist. Die Chromatophoren der beiden Segmenttochterzellen dagegen sind im Schnitt getroffen, der eine als regelmäßige Spindel, der andere als etwas gebogener Strang. Es sei auf diese beiden Querschnittsbilder ganz besonders aufmerksam gemacht; wir werden solchen Formen häufig wieder begegnen. Das Größenverhältnis von Scheitelzelle und Chromatophor ist ebenfalls aus Fig. 1 ersichtlich und stimmt völlig überein mit demjenigen an lebendem Material. Der Teilung des Chromatophors in der Scheitelzelle geht eine ziemlich bedeutende Längsstreckung voraus. Dann erfolgt die Teilung durch einfache Einschnürung, wobei der Kern fast ausnahmslos in der beginnenden Einfurchung Aufstellung nimmt (Fig. 2). Ich werde auf diese auffallende Erscheinung, sowie auf das Problem des aktiven oder passiven Verhaltens des Chromatophors im Teilungsvorgang, später zurückkommen. Die beiden Tochterchromatophoren rücken senkrecht zur Richtung der Teilungsebene auseinander, indem sie zugleich eine Drehung ausführen und ihre Längsachse in die Wachstumsrichtung des Thallus einstellen (Fig. 1 u. 3). Bei beginnender Zellteilung bilden die sich diametral gegenüberstehenden Chromatophoren die Anhaftungsstellen für die Kernteilungspindel (Fig. 3). Chondriosomen kommen in den Scheitelzellen auf keinem Entwicklungsstadium des Thallus vor, wenigstens ist mir in keinem Falle, trotz zahlreicher, spezieller Versuche, ihre Darstellung gelungen. Übrigens würde, da auf jedem Stadium der Thallusentwicklung in den Scheitelzellen große, grüne Chloroplasten vorhanden sind, auch das eventuelle Vorkommen von Chondriosomen an der Tatsache nichts ändern, daß in der Scheitelzelle von Anthoceros weder aus dem Cytoplasma, noch als besondere Differenzierung von Chondriosomen eine Neubildung von Chromatophoren stattfindet. Die Chromatophoren gehen durch Teilung auf die Segment-, von diesen auf die Thalluszellen über. In günstigen Fällen lassen sich in den jüngsten, noch ungeteilten Segmentzellen neben den Chromatophoren die ersten Chondriosomen nachweisen, als äußerst zarte, gestreckte oder gekrümmte Fädchen, untermischt mit feinen Mitochondrien. Bei der Teilung der Segmente in eine Innen- und eine Außenzelle, erhalten beide je einen Chromatophor und natürlicherweise auch diejenigen Chondriosomen, die bei der Cytokinese gerade in jeder der Zellkörperhälften vorhanden waren. Von einer Chondriokinese, d. h. einer bei der Zellteilung auftretenden Lageveränderung der Chondriosomen, zum

Zwecke einer massengleichen Verteilung auf die Tochterzellen, ist keine Spur wahrzunehmen.

Sowohl die Innenzellen, die in ihrer Gesamtheit den mittleren Teil des Thallusgewebes hervorbringen, als auch die Außenzellen, aus denen alle an der Oberfläche gelegenen Organe hervorgehen, enthalten Chromatophoren und Chondriosomen, ohne jeden Übergang der einen Struktur in die andere!

Es bleibt nun die Frage offen, ob dieses übergangslose Nebeneinander von Chromatophoren und Chondriosomen auch für die Derivate der Segmentinnen- und -außenzellen, also für die Thalluszellen und die Zellen der Geschlechtsorgane, bestehen bleibt.

Wir beginnen mit der Entwicklung des Thallus. Seine Differenzierung zeigt sich vorerst in dem Verschwinden der Segmentgrenzen, verursacht durch ein kräftig einsetzendes Wachstum der einzelnen Zellen und deren Chromatophoren. Zwischen den Zellen bilden sich kleine Interzellularräume, die bald beträchtliche Größe annehmen, so daß oft die ganze Breite des Thallus nur aus zwei großen Lufträumen, einer oberen, mittleren und unteren Zellschicht besteht[1]). Auf diesem Stadium der Thallusentwicklung kommen die Chondriosomen in größerer Zahl und durch Substanzzunahme deutlicher sichtbar geworden, als dickere, verschieden geformte Stäbchen im ganzen Cytoplasma zerstreut vor, wieder neben den Chloroplasten, ohne die geringste Beziehung zu denselben. Fig. 4 zeigt eine Zelle, welche diese Verhältnisse klar zur Darstellung bringt. Sie entstammt einem Thallus mit fast reifen Geschlechtsorganen und ist die Grenzzelle dreier Interzellularräume. Gegenüber den jüngeren, ist in dieser Thalluszelle eine deutliche Abnahme der Mitochondrien bemerkbar. Ihre Inhaltsdifferenzierung ist charakteristisch für dasjenige Entwicklungsstadium des Thallus, wo die Entwicklung der Sporogone einsetzt und der Gametophyt deren Ernährung zu übernehmen hat. Jetzt tritt im Thallus ein bis anhin nicht bestandener Unterschied im Chondriosomengehalt der einzelnen Zellen hervor, indem eine Anhäufung von Chondriosomen

---

1) Obschon es nicht im Rahmen meiner Arbeit liegt, auf morphologische Verhältnisse einzugehen, so habe ich doch hie und da kurz solche gestreift, namentlich in Fällen, wo es sich um noch nicht abgeklärte Fragen handelt, oder wenn meine Beobachtungen den Angaben anderer Autoren widersprechen. So stimmt z. B. obige Bemerkung über das Auftreten von Interzellularräumen im Thallus von Anthoceros Husnoti nicht überein mit der Ausführung von Schiffner, der sagt: „Mit Ausnahme der Spaltöffnungen finden sich keine Interzellularräume im Gewebe des Thallus“ (Schiffner, 1909, pag. 136).

in besonders lokalisierten Zellen stattfindet. Diese Erscheinung macht sich besonders geltend in den Zellen, welche direkt an den tief in den Thallus versenkten Sporogonfuß grenzen (Fig. 5 u. 6) oder nur in geringer Entfernung von demselben liegen. Die große Zahl der Chondriosomen ist es aber nicht allein, welche diese Zellen von den weiter vom Fuß entfernten unterscheidet, sondern auch deren Ausbildungsformen. Da ist vor allem festzustellen, daß sie eine außerordentliche Länge erreichen, was besonders bei Betrachtung der Fig. 7 auffallen dürfte, wo die längsten Fäden einiger Thalluszellen zusammengestellt sind. Im ferneren erscheinen die Chondriosomen als massige, breite Fäden, die in ihrem ganzen, oft leicht geschlängelten Verlauf (Fig. 7) gleich dick sind und nur hier und da an den Enden — ein- oder beidseitig — schwache Verdickungen aufweisen (Fig. 5, 6, 7). Eine Zusammensetzung aus Einzelkörnchen, die durch weniger stark färbbare Zwischenglieder zu rosenkranzartigen Gebilden verbunden sind, zeigen die Fäden nicht; sie sind vielmehr in ihrer ganzen Länge homogen und gestatten keinen Schluß auf ihre Genese. Soviel ist aber sicher, daß es sich nicht um in Plasma eingefügte Mitochondrienreihen handelt, also um Chondriomiten (Benda), sondern um Stäbe oder Fäden, die ausschließlich aus Mitochondrialsubstanz bestehen, die also morphologisch zu den Strukturen gerechnet werden müssen, für welche Meves (1907, I) den Ausdruck Chondriokonten (von *κοντός*, lateinisch contus, Stange, Stab) vorgeschlagen hat. In der Verteilung dieser Chondriokonten in den betreffenden Zellen, ist keine Regelmäßigkeit zu erkennen. Sie liegen ohne eine bestimmte Orientierung zu einer der Zellachsen und ohne jegliche morphologische Beziehung weder zum ruhenden (Fig. 5), noch zu dem sich teilenden (Fig. 6) Chromatophor, unregelmäßig durch den ganzen Zelleib verteilt. Diese regellose Lagerung der Chondriokonten wird auch durch die Mitose nicht beeinflußt. Erscheinungen, wie sie in tierischen Zellen (z. B. bei der Spermatogenese von Blaps, Blatta germanica usw., Duesberg 1911) beobachtet worden sind, wo die Chondriokonten im Beginn der Zellteilung parallel um die Spindelachse sich einordnen, die Teilungsfigur mantelförmig umgeben, um dann in ihrer Gesamtheit mit dem Zelleib durchgeschnürt und zu gleichen Teilen auf die Tochterzellen übertragen zu werden, lassen sich hier nicht wahrnehmen, obgleich die leiseste Andeutung einer Sondermitose bei der Größe der Chondriosomen nicht hätte entgehen können. Es findet also weder bei der früher schon erwähnten Teilung der Segmentzellen, noch bei der Teilung der ältesten Chon-

driosomen führenden Thalluszellen eine Chondriokinese statt, in dem Sinne, daß die Mitochondrialsubstanz zu quantitativ gleichen Teilen, ähnlich wie die Masse des Kerns, auf die Tochterzellen übergehen würde. Dagegen überdauern auch bei Anthoceros die Chondriosomen in allen Zellen, sofern sie überhaupt nachgewiesen werden konnten, die Mitose, machen also keine Ausnahme von dem „allgemein verbreiteten Gesetz, que les chondriosomes persistent pendant la mitose“ (Duesberg et Hoven, 1910).

Der Chondriosomenanhäufung in den erwähnten Thalluszellen entspricht eine ebensolche in den Zellen des Sporogonfußes, der interkalaren Meristemschicht und des unteren Teils der Theca. Immer sind aber neben den Chondriosomen auch Chromatophoren vorhanden, die allerdings verschiedene Gestalt aufweisen können. In den Zellen des Sporogonfußes sind sie, wohl infolge Funktionslosigkeit, sehr klein (Fig. 8) und besitzen im Leben eine bräunlichgelbe Färbung. Die Chondriosomen finden sich dagegen in diesen Zellen sehr zahlreich und zeigen auch dieselben Ausbildungsformen (Fig. 8) wie in den benachbarten Thalluszellen (Fig. 5 und 6). Hier wie dort sind die Mitochondrien fast gänzlich verschwunden und die wenigen Körner sind wohl als Querschnitte von Chondriokonten zu deuten. Im oberen Teil des Sporogonfußes, dem unteren Teil der Theca und der dazwischen liegenden Wachstumszone fallen neben den Chondriosomen gleich gefärbte aber anders gestaltete Strukturen auf; sie zeigen Ringform, wie die von Provazek (1903) für Chilomonas paramaecium, oder die Form sehr großer Körner, ähnlich den von Fauré-Fremiet (1906) für Glaucoma piriformis beschriebenen Chondriosomen.

Beziehungen zwischen lokaler Vermehrung oder Abnahme von Chondriosomen zu der Ausbildung der Chromatophoren bestehen nicht. Diese sind in den vom Sporogonfuß entfernten, chondriosomenarmen Thalluszellen in nichts verschieden von denjenigen der durch Chondriosomenreichtum ausgezeichneten Thalluszellen am Sporogonfuß.

Für die Deutung der Chondriosomen von Anthoceros ist von Wichtigkeit, daß die Zellen, welche an die häufig im Thallus vorkommenden Nostoc-Kolonien grenzen, sich ebenfalls durch eine größere Chondriosomenmenge von den übrigen Thalluszellen unterscheiden (Fig. 9, 10 und 11). Während wir aber für die Zellen des Sporogonfußes und die ihn umgebenden Thalluszellen außer der Vermehrung

der Chondriosomen auch eine bestimmte Ausbildung derselben, in Form sehr großer Chondriokonten, als die Regel kennen gelernt haben, lassen sich hier zwei Möglichkeiten beobachten. Die Chondriosomen erfahren entweder bloß eine Anhäufung (Fig. 9) und erinnern in ihrer Gestalt dann an die in jungen Thalluszellen vorkommenden (Fig. 4), oder aber sie sind ebenfalls als dicke, kürzere oder längere Chondriokonten differenziert (Fig. 10 und 11). In beiden Fällen entbehren natürlich die Zellen auch des Chromatophors nicht (Fig. 9 u. 11), der sich hier genau so teilt (Fig. 9), wie in der Scheitelzelle, wo die Chondriosomen fehlen. Bei genügender Differenzierung der Nostoc-Zellen sieht man im rot gefärbten Zentralkörper zahlreiche kleine, violett tingierte Körnchen eingeschlossen (Fig. 10 u. 11). Ich wage nicht, diese Körnchen mit den Mitochondrien in den Anthoceroszellen zu identifizieren, um so weniger als diese in ihrer Organisation doch wesentlich von den Schizophyceenzellen abweichen.

Überblicken wir die bis jetzt aufgeführten Tatsachen so ergibt sich: während der ganzen Entwicklung des Thallus — von der Differenzierung der Geschlechtsorgane vorläufig noch abgesehen — besteht nicht der geringste Anhaltspunkt zu einer Annahme, daß die Chromatophoren durch Neubildung aus Chondriosomen hervorgehen, über deren Herkunft sich die Forscher sehr kontrovers geäußert und sie bald als Differenzierungsprodukt, bald als Elementarbestandteil und endlich sogar als Grundgerüst des Cytoplasmas gedeutet haben. Die Chromatophoren der Thalluszellen lassen sich sämtlich auf denjenigen der Scheitelzelle zurückführen. Dieser Nachweis gelingt bei Anthoceros um so besser, als es in den Scheitelzellen nicht, wie in den Vegetationspunkten der Phanerogamen, zu einer embryonalen Reduktion der Chloroplasten kommt; sie behalten Farbe und Größe unverändert bei. Alle Thalluszellen, mit Ausnahme der Scheitelzelle, enthalten ferner — zeitlich und örtlich mehr oder weniger — Chondriosomen. Das Nebeneinandervorkommen der Chromatophoren und Chondriosomen in den Thalluszellen darf aber nicht als der Ausdruck eines genetischen Zusammenhanges zwischen beiderlei Gebilden betrachtet werden. Das gilt, wie aus der jetzt folgenden Betrachtung der Geschlechtsorgane hervorgehen wird, für die ganze Entwicklung des Gametophyten.

Die Antheridien entstehen endogen aus einer in der Nähe des fortwachsenden Scheitels gelegenen Teilzelle des dorsalen Segments, die anfänglich von einer einschichtigen, später mehrschichtig werdenden Zellage überdeckt ist. Das Antheridiumprimordium ist eine durch

Form und Dichte des Zellinhaltes ausgezeichnete Zelle, die anfänglich allseitig mit dem übrigen Gewebe in Verbindung steht. Durch Abrundung der Antheridiummutterzelle und Wachstum der anliegenden Zellen entsteht ein Hohlraum (Fig. 13). Die Antheridiumanlage wächst nicht direkt aus, sondern teilt sich in mehrere Tochterzellen [1]) (Fig. 12 und 13), welche nun erst zu Antheridien sich entwickeln. Der basale Teil der Antheridiumzelle weist gewöhnlich eine Vakuole auf oder ist plasmaarm, während apikalwärts das Plasma sich anhäuft und Kern, Chromatophor und Chondriosomen enthält (Fig. 12 und 13). Der Chromatophor umgibt gewöhnlich kalottenförmig den Kern und wir erhalten dann im Schnitt Bilder, wie sie in den Fig. 12 (Zelle links) und 13 (Zelle rechts) wiedergegeben sind. Diese Kalottenform des Chromatophors ist ein — wie ich mich durch das Studium des lebenden Materials hinlänglich überzeugen konnte — für gewisse Entwicklungsstadien des Gameto- und Sporophyten so konstantes, charakteristisches Vorkommnis, daß der Chromatophor auch in Fällen, wo er klein und zart ist, auch in fixierten Präparaten unzweideutig von den Chondriosomen unterschieden werden kann.

Dieselben Verhältnisse — Kern, Nebeneinander von Chromatophor und Chondriosomen — treffen wir wieder in den aus dem Stiel älterer Antheridien sekundär durch Sprossung entstandenen Antheridiumzellen (Fig. 14). Da diese aber von Anfang an bedeutend größer sind als die primären Antheridiumzellen, so erreichen auch der um den Kern gekrümmte Chromatophor und die im Plasma verteilten Chondriokonten eine beträchtliche Größe.

Die gestreckte, keulen- oder köpfchenförmige Antheridiumzelle zerfällt durch zwei senkrecht aufeinander stehende Längswände in vier Zylinderquadranten von gleicher Höhe und radialer Tiefe. Eine erste Querwand scheidet hierauf das Primordium in einen fertilen, apikalen und einen sterilen, basalen Teil [2]). Der erstere erfährt bald eine zweite

---

1) Die Maximalzahl der aus einem Antheridiumprimordium entstehenden Antheridiumzellen habe ich nicht festzustellen vermocht. Es kommen aber oft in einem Hohlraum bis acht Antheridien vor, von denen allerdings einige auch sekundär durch Sprossung entstanden sein können.

2) Bis hierher stimmt die Antheridiumentwicklung von Anthoceros Husnoti mit der von Waldner (1877, pag. 89) für Anthoceros laevis und punctatus geschilderten überein. In der Folge weichen aber meine Beobachtungen nicht unwesentlich ab. Bei Anthoceros Husnoti wird nämlich durch die zweite Querwand nicht eine niedere mittlere Querscheibe abgegliedert, sondern die apikale Etage in acht gleich große Zellen geteilt. Ferner beginnt bei Anthoceros Husnoti die Dif-

Querteilung, so daß die apikale Etage jetzt aus acht Zellen besteht. Im basalen Teil entstehen durch mehrere übereinander liegende Querwände die definitiven Stielzellen, von denen je vier ein Stockwerk bilden. Bis zu diesem Stadium der Antheridiumentwicklung, wo der fertile Teil aus acht Zellen besteht (Fig. 36) und die Querteilung der basalen Etage in die Stielzellen beginnt, sind alle Zellen in gleicher Weise im Besitz von Chromatophoren und Chondriosomen. Jetzt erfolgt im Antheridiumkörper die Anlage perikliner Wände, wodurch acht Innen- (spermatogene Zellen) von acht Außenzellen (Wandzellen) getrennt werden (Fig. 37; in dieser Figur ist auch eine folgende Teilung der Wandzellen durch Radialwände schon vollzogen). Auf dem so erreichten und allen folgenden Entwicklungsstadien habe ich niemals mehr in den spermatogenen Zellen Chromatophoren entdecken können, trotzdem im Stadium der Fig. 37 die spermatogenen Zellen noch eine ganz bedeutende Größe besitzen und die Chromatophoren auf lückenlosen Serienschnitten unmöglich der Wahrnehmung entgehen könnten. Ich habe unzählige Antheridien auf diesen Punkt hin untersucht, weil Sapĕhin erst neuerdings (1913, I) für Funaria hygrometrica ein Übergehen der Plastiden in die spermatogenen Zellen und die Spermatozoiden beschrieben hat.

Meine Untersuchungen lebenden und fixierten Materials haben mich vollkommen überzeugt von dem Fehlen der Chromatophoren in den spermatogenen Zellen, bei ihrer ersten Anlage bis zur Umwandlung in Spermatozoiden. Es findet also bei Anthoceros Husnoti in den Antheridien eine frühzeitige Ausschaltung der Chromatophoren aus den spermatozoidenliefernden Zellen statt. Diese Erscheinung des Fehlens oder Verschwindens der Chromatophoren in reifen männlichen Geschlechtszellen oder während der Bildung derselben, steht keineswegs vereinzelt da. Schmitz (1882, pag. 122 bis 125) macht uns mit solchen Fällen bei Algen bekannt, bei denen allgemein in den männlichen Sexualzellen ein Schwinden der Chromatophoren Hand in Hand geht mit einer spezifischen Differenzierung der Gestalt. Man kann alle Übergänge finden von Isogameten, welche die Chromatophoren unverändert behalten, bis zu den Spermatien der Florideen, die von ihrer ersten Anlage an chromatophorenfrei sind. Ein weiterer interessanter Fall bildet Spirogyra; hier geht der Chromato-

---

ferenzierung in Innen- und Außenzellen erst nach dem Auftreten der zweiten Querwand, während sie bei den von Waldner beschriebenen Arten schon nach der ersten Querteilung beginnen kann.

phor der männlichen Zelle bei der Kopulation in die Zygote über, degeneriert und verschwindet aber innerhalb derselben (Chmielewsky, 1890, Tröndle, 1907).

Nachdem ich für die spermatogenen Zellen von Anthoceros Husnoti das Fehlen der Chromatophoren festgestellt hatte, suchte ich auch zu ermitteln, auf welchem Stadium der Antheridiumentwicklung die Chromatophoren verschwinden. Es existieren zwei Möglichkeiten. Die Chloroplasten können bei der Bildung der Wandzellen auf diese und auf die ersten spermatogenen Zellen übertragen, in letzteren aber rasch resorbiert werden, bevor noch eine Spermatogonienteilung stattgefunden; oder aber die Chromatophoren teilen sich bei der Wandbildung nicht, sondern bleiben ungeteilt in den Außenzellen (Wandzellen) zurück. In beiden Fällen resultiert ein Bild, wie es Fig. 37 darstellt.

Da ich den Teilungsvorgang in äußere und innere Zellen, welcher allein die Frage sicher hätte entscheiden können, nicht zu beobachten das Glück hatte, so mußte ich nach anderen Anhaltspunkten suchen. Solche sind, abgesehen von der Tatsache, daß sich in den Spermatogonien nie — von der ersten Anlage an bis zur ersten Teilung — Chromatophoren oder deren Degenerationsprodukte nachweisen lassen, vor allem in topographischen Verhältnissen gegeben. Diese sprechen für die zweite Möglichkeit. Auf dem Stadium der Fig. 36 ist nämlich in den Zellen des Antheridiumkörpers ein ganz bestimmtes Lageverhältnis zwischen Chromatophor und Kern auffallend; der erstere liegt ausnahmslos der Außenwand an, der letztere in der dieser gegenüberliegenden Spitze des Oktanten. Da nach allen meinen Beobachtungen, der Kernteilung und Anlage der paratangentialen Wand in jeder der Oktantenzellen, keine Teilung des Chromatophors vorausgeht, so glaube ich in der erwähnten Lagerung ein Mittel zu sehen, den Chromatophor am Übergehen in die Spermatogonien zu hindern. Ihre Nachkommen sind stets ohne Chromatophoren, während in den Wand- (Fig. 17) und Stielzellen (Fig. 18) die Chromatophoren bis zur vollständigen Reife des Antheridiums erhalten bleiben, aber zu den ebenfalls vorkommenden Chondriosomen, die namentlich in den Stielzellen (Fig. 18) bedeutende Dimensionen erreichen können, keinerlei Beziehungen verraten. Die grünen Chromatophoren der Wandzellen werden mit beginnender Reife der Antheridien ziegelrot. Dieser Verfärbung ist jedenfalls keine besondere Bedeutung beizumessen. Einen ähnlichen Farbenumschlag von grün in rot beobachtet man nämlich auch an den Chromatophoren der absterbenden Sporogonwandzellen, nach dem Aufspringen der Theca.

Die Chondriosomen lassen sich im Gegensatz zu den Chromatophoren bei der Spermiogenese während mehreren Teilungen deutlich verfolgen (Fig. 15). In den Spermatiden habe ich sie allerdings nicht mehr mit Sicherheit wahrnehmen können, da das Cytoplasma der äußerst kleinen Zellen gegenüber dem relativ großen Kern nur noch einen sehr beschränkten Raum einnimmt.

Das Archegonium ist bei Anthoceros vom Thallusgewebe nicht individualisiert, sondern bleibt vollständig mit demselben verschmolzen. Die Archegonien, von denen äußerlich keine Spur wahrzunehmen ist, entwickeln sich in der dorsalen Thallusfläche aus der Außenzelle eines in der Nähe des Vegetationspunktes gelegenen Segments. Mein Material enthielt hauptsächlich drei Stadien der Archegonentwicklung: solche mit noch ungeteilter Zentralzelle (Fig. 19), dann fertig differenzierte, mit Bauchkanal- und Eizelle (Fig. 21) und endlich solche im Zustand der Empfängnisreife, mit abgerundeter Eizelle und aufgelösten Bauch- und Halskanalzellen. Ist es mir auch nicht gelungen, die Chromatophoren und Chondriosomen in ihrem gegenseitigen Verhältnis während der ganzen Entwicklung des Archegoniums zu verfolgen, so ist das für den Zweck meiner Untersuchungen vollkommen belanglos. Die drei Endstadien zeigen so unzweideutige Verhältnisse, daß man über deren Deutung nicht einen Augenblick im Zweifel sein kann. Bilder, wie Fig. 19 und 21 werden jedermann zu überzeugen vermögen von der Existenz übergangslos nebeneinander gelagerter Chromatophoren und Chondriosomen in der Zentralzelle (Fig. 19) und deren Derivaten, der Bauchkanal- und Eizelle. In keiner der Archegonzellen kann — nach den charakteristischen Chromatophorenformen, wie wir sie für die vegetativen Zellen kennen gelernt — über die Identität des Chromatophors ein Zweifel herrschen. Andererseits beweist das Vorkommen eines Chromatophors in der Zentralzelle, den Halskanal- und Deckelzellen (Fig. 21), daß alle diese Zellen ihren Chromatophor durch Teilung desjenigen der Archegonmutterzelle, also einer äußeren Segmentzelle, erhalten haben. Es ist ganz ausgeschlossen, anzunehmen, daß der Chromatophor der Archegonmutterzelle bei der Teilung nicht auf die Tochterzellen und die weiteren Nachkommen übergehe, um dafür in der Zentralzelle, den Halskanal- und Deckelzellen — an welch letzteren beiden Orten die Chromatophoren mit den Zellen zu Grunde gehen — durch Neubildung aus den Chondriosomen differenziert zu werden. Muß also mit voller Sicherheit der Chromatophor der Zentralzelle auf denjenigen einer Thalluszelle zurückgeführt werden, so gilt das nicht weniger für den Chromatophor der Bauchkanal- und Eizelle.

Neben den verschieden gestalteten Chondriosomen, den feinen, kürzeren und längeren Stäbchen und Mitochondrien, fallen in der Zentralzelle (Fig. 20), oft auch in der Eizelle, ringförmige oder tröpfchenartige, durch ihre bedeutende Größe von den Mitochondrien unterscheidbare Strukturen auf, die sich tinktoriell wie Chondriosomen verhalten. Mit welchem Recht solche Gebilde mit den Chondriosomen identifiziert werden dürfen und von anderen Forschern, bei anderen Objekten identifiziert worden sind, will ich nicht erörtern.

Bei Anthoceros Husnoti erfährt die Bauchkanalzelle, gleich der Eizelle, eine bedeutende Größenzunahme und Abrundung. Im Zustand der Empfängnisreife des Archegoniums sind Bauchkanal- und Eizelle äußerlich vollkommen gleich und zeichnen sich aus durch den Besitz außerordentlich großer Chondriokonten [1]).

Ich glaube den einwandfreien Nachweis geführt zu haben von dem Vorhandensein eines Chromatophors in der Eizelle, seiner Individualität und genetischen Unabhängigkeit von den Chondriosomen. Die Continuität der Chromatophoren ist also im Archegonium eine vollständige, indem die Eizelle einen von der Archegoniummutterzelle — einer gewöhnlichen Thalluszelle — herstammenden Chromatophor besitzt.

2. Die Chromatophoren und Chondriosomen während der Sporogon-, Sporenmutterzellen- und Sporenentwicklung.

Nachdem die Existenz eines Chromatophors in der Eizelle nachgewiesen worden ist, läßt sich von vornherein erwarten, daß auch die Zellen des Sporophyts schon im jüngsten Embryo Chromatophoren enthalten werden. Diese Vermutung widerspricht allerdings den Ergebnissen von Davis (1899), dem wir die eingehendsten Untersuchungen über das Verhalten der Chromatophoren während der Sporogenese von Anthoceros verdanken. Davis war nicht imstande, in den Archesporzellen auch nur die Spur eines Chloroplasten zu finden. Dagegen bezeichnet er als auffallendste Veränderung in den Sporenmutterzellen „the appearance in fixed material of the chloroplast.“ Immerhin scheint

---

1) Ob die Bauchkanalzelle befruchtungs- und entwicklungsfähig ist, habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können. Bei einem an lebendem Material beobachteten Vorkommnis, wo innerhalb ein und desselben Involucrums zwei Sporogone sich vorfanden, war der einzige Handschnitt nicht genügend zur Entscheidung der Frage, ob die Sporogone aus demselben Archegonium oder aus verschiedenen, in zwei aufeinanderfolgenden Segmenten entwickelten Archegonien abstammten.

auch Davis das gänzliche Fehlen der Chloroplasten in den Zellen des Archespors für wenig wahrscheinlich gehalten zu haben. Er spricht deshalb die Hoffnung aus, über diesen Punkt in einer späteren Arbeit Aufschluß geben zu können. Die Arbeit ist bis heute nicht erschienen und die Beobachtungen, welche Němec (1910, pag. 373) über die Chromatophoren der Archesporschicht von Anthoceros punctatus mitteilte, waren namentlich auf das „Verhalten der Chloroplasten während der Teilung der Kerne und Zellen" gerichtet und haben den strittigen Punkt nicht zur Entscheidung gebracht. Es stand somit die Frage, ob wirklich in den Sporenmutterzellen oder im Archesporium von Anthoceros eine Neubildung der Chromatophoren erfolgt, bis heute noch offen. Meine Untersuchungen an lebendem und fixiertem Material von Anthoceros Husnoti und Anthoceros punctatus dürften auch diese Frage endgültig entscheiden und meine auf diesen Gegenstand bezugnehmenden Zeichnungen (Taf. II, Fig. 23—30) sind wohl geeignet, jeden Zweifel bezüglich der Richtigkeit meiner Angaben zu zerstreuen.

Die jüngsten Embryonen (von Anth. punctatus), die mir zur Verfügung standen, zeigten noch nicht die geringste Differenzierung. Die einzelnen Embryozellen sind fast isodiametrisch, enthalten einen Kern, dichtes oder nur schwach vakuoliges Plasma und in demselbem stets einen großen Chromatophor, der sich gewöhnlich wie eine Kalotte über den Kern stülpt und im Querschnitt dann ein Bild bietet, wie in Fig. 23. Auch die Chondriosomen fehlen nicht; ich habe sie aber in allen Zeichnungen über die Sporogenese (mit Ausnahme der Fig. 22 und der Fig. 33 und 34, wo sie überhaupt nicht mehr vorkommen) absichtlich weggelassen, weil sie gewöhnlich gerade in den Zellen am deutlichsten differenziert waren, in denen die Chromatophoren im Schnitt nicht getroffen oder schlecht gefärbt waren und umgekehrt. Die Chromatophoren bleiben in allen Zellen des Embryo unverändert, bis zu dessen Differenzierung. Dann macht man die Wahrnehmung, daß die Chromatophoren der Columella sich strangförmig ausziehen (Fig. 24), diejenigen des Archespors die charakteristische Krümmung um den Kern beibehalten (Fig. 26, 27 usw.), während endlich die Chromatophoren der Wandzellen sich scheibenförmig, flach ausbreiten. Von der Existenz der Chromatophoren in sämtlichen Archesporzellen kann man sich an jedem guten Längsschnitt durch ein lebendes Sporogon überzeugen; aber auch die Benda'sche Fixierungs- und Färbungstechnik gestattet, die Chromatophoren deutlich sichtbar zu machen. Das geht klar aus den Fig. 25—30 hervor. Es sind Archesporzellen, aus dem gleichen Schnitt, in aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien

bei der interkalaren Wachstumszone beginnend (Fig. 25) bis zur Ursporenmutterzelle (Fig. 30). Die kubischen, nach der Teilung flachprismatischen (Fig. 26) Archesporzellen (Fig. 25—29) sind in ihrer Größe kaum voneinander unterscheidbar; ihr Alter ist nur aus der Entfernung von der Wachstumszone ersichtlich. Die Übertragung des Chromatophors von den jüngsten in die älteren Archesporzellen erfolgt auf dieselbe Weise wie in den Zellen des Gametophyten. Der Chromatophor streckt sich in die Länge und wird dann entweder rasch durchgeschnürt oder aber die beiden Hälften werden ausgezogen und können durch ein schmales Verbindungsstück noch längere Zeit in ungetrenntem Zustand verharren, oft so lange, daß die beiden Tochterchromatophoren ihre zukünftige Lage — an den in der Längsachse des Sporogons liegenden Zellwänden — erreichen können, bevor die Trennung eine vollständige geworden ist (Fig. 28). Nach der Isolierung der diametral sich gegenüberstehenden Tochterchromatophoren tritt die Kern- und Zellteilung ein (Fig. 29). In den Ursporenmutterzellen nehmen die in den übrigen Archesporzellen noch kleinen Vakuolen an Größe zu. Der Chromatophor erfährt die Zweiteilung (Fig. 30). Jeder Tochterchromatophor wird zu dem Chromatophor einer Sporenmutterzelle. Dieser ist also keineswegs — wie Davis angibt — in der Sporenmutterzelle entstanden; er ist vielmehr ein Abkömmling des Chromatophors einer Embryozelle, der in letzter Linie auf den Chromatophor der Eizelle zurückgeführt werden muß.

Die Sporenmutterzellen erfahren ein rapides Wachstum; die Vakuolen vergrößern sich stark (Fig. 22) und fließen oft in einen einheitlichen Saftraum zusammen, Kern und Chromatophor an die Wand drängend (Fig 31). Der Chromatophor verläßt meistens sofort in der Sporenmutterzelle die ihm in den Archesporzellen zukommende Halbmondform; hie und da bleibt sie aber auf dem Monochloroplastenstadium noch eine Zeitlang erhalten (Fig. 22), um erst später der für die Sporenmutterzellen typischen Scheiben- oder Kugelgestalt der Chromatophoren zu weichen. Es ist sehr auffallend, daß in den Sporenmutterzellen, die ein intensives Wachstum auszeichnet (man vgl. den Größenunterschied der Fig. 31 u. 34), die Chondriosomen wieder zahlreich als massige Chondriokonten erscheinen (Fig. 22), während in den Archesporzellen nur spärliche Mitochondrien vorkommen. Nachdem aber die Herkunft des Chromatophors der Sporenmutterzellen deutlich genug gezeigt worden ist, braucht das Haltlose der Annahme einer Chromato-

phorenbildung aus Chondriosomen in diesen Zellen nicht noch besonders hervorgehoben zu werden.

Die Tetradenteilung der Sporenmutterzellen wird eingeleitet durch eine Vierteilung des Chromatophors. Die erste Teilung erfolgt sehr rasch, wenn die Sporenmutterzelle eine gewisse Größe erreicht hat. Teilungsbilder (Fig. 32) sind deshalb äußerst selten. Die Teilung selbst bietet nichts Besonderes, wohl aber die Veränderung der beiden Tochterchromatophoren. Sie liegen jetzt in einer zentralen, mit der Außenwand durch zarte Fäden verbundenen Protoplasmaansammlung und haben, wie die Zelle, bedeutend an Größe zugenommen. Die nun durchwegs kugeligen Chromatophoren bilden fortgesetzt Stärke, die schließlich bei weitem den größten Teil des Stromas ausfüllt. Der Chromatophor erscheint dann bei Anwendung der Benda'schen Färbung, welche die Stärke ungefärbt läßt, als großer, wabig-schaumig strukturierter Körper (Fig. 33). Die feinen, die einzelnen Stärkekörner umschließenden, schwach rot gefärbten Stromafäden enthalten noch die violetten Pyrenoidkörner (Fig. 33), die in allen Chromatophoren, von der Embryozelle (Fig. 23) bis zur Sporenmutterzelle (Fig. 32) sichtbar sind. Nach weiterer, manchmal kaum mehr wesentlicher Größenzunahme der Sporenmutterzellen vollzieht sich die zweite Teilung der Chromatophoren, aber wieder so rasch, daß man Teilungsbilder selten zu Gesicht bekommt. Die Struktur der vier Enkelchoroplasten (Fig. 34) ist nicht verschieden von derjenigen der Tochterchloroplasten (Fig. 33). Die Lagerung kann aber variieren. Bald liegen die vier Chloroplasten in den Ecken eines Tetraëders (Fig. 34), bald in einer Ebene. In Fällen, wo die Chromatophoren zunächst in einer Linie aneinander gereiht sind, findet später eine Umlagerung statt.

Die Sporenmutterzellen weisen im Zwei- und Vierchloroplastenstadium (Fig. 33 u. 34), d. h., wenn sie ihre definitive Größe erreicht haben, keine Chondriosomen mehr auf. Hingegen erscheinen, nachdem der Kern den doppelten Teilungsschritt ausgeführt und die vier Enkelkerne an der Innenseite je eines Chromatophors Aufstellung genommen, in dem Plasma jene bereits erwähnten tröpfchen- und ringförmigen Strukturen wieder, anfänglich schwach, erst in den Sporenzellen deutlich gefärbt. Die Frage, ob diese Gebilde, die sich tinktoriell wie Chondriosomen verhalten, mit diesen identisch, als eine spezielle Ausbildungsform, vielleicht als „sekretbereitende Mitochondrien" (Lewitsky 1913) anzusprechen sind, dürfte bei der in meiner Arbeit in den Vordergrund tretenden Frage nach der Individualität der Chromatophoren, von untergeordneter Bedeutung sein.

Viel wichtiger ist, daß jede junge Spore einen Chromatophor erhält, der, anfänglich mit Stärke prall gefüllt (Fig. 35), noch den gleichen schaumig-netzförmigen Bau zeigt wie in der Sporenmutterzelle. Die an seiner Oberfläche (Fig. 35) gelagerten, violetten Körner und Ringe, die den hellen Hof später verlieren, werden immer größer, bald einen beträchtlichen Teil des Zellumens erfüllend, wodurch die weitere Verfolgung des Chromatophors bis in die reifen Sporen erschwert, wenn auch nicht unmöglich gemacht wird.

Die Chloroplasten verlieren ihren grünen Farbstoff gelegentlich schon im Vierchloroplastenstadium der Sporenmutterzellen, meistens aber erst in den Sporen während der Ausbildung der Exine. Es beruht also offenbar bei Anthoceros das Farbloswerden der Chloroplasten wie bei den Algen „nicht an dem Mangel an Licht, sondern ist bloß eine Folge der Arbeitsteilung". Mit fortschreitender Reife der Sporen verschwindet die Stärke in den Chromatophoren; sie verwandelt sich in Fett, den spezifisch leichteren stickstoffreien Reservestoff. Die Funktion der Stärkebildung kommt nach meinen Beobachtungen den Leukoplasten der Anthoceros-Sporen nicht zu. Die farblosen Chromatophoren der Sporen stellen aber keineswegs etwa einen vorübergehenden Zustand vor der Resorption dar, sondern sie überdauern die Reifungszeit, um bei der Keimung wieder zu ergrünen und zu assimilieren.

Eine Neubildung der Chromatophoren aus Chondriosomen findet nirgends, weder bei der Bildung noch bei der Keimung der Sporen statt. Die Chromatophoren von Anthoceros bleiben während der ganzen Entwicklung des Gameto- und Sporophyten als morphologische Individualitäten erhalten, indem sie immer durch Teilung auseinander hervorgehen.

Sapĕhin's Ergebnisse bei Laubmoosen (Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1913, 7. Heft) und meine gleichzeitig mit diesem Autor an Anthoceros gewonnenen Resultate (Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1913, 8. Heft) haben zum erstenmal die genetische Unabhängigkeit der Chromatophoren von den Chondriosomen bewiesen; sie haben ferner für die untersuchten Bryophyten eine vollständige Kontinuität der Chromatophoren ergeben. Nach diesen Feststellungen bei Moosen und in Berücksichtigung des großen Tatsachenmaterials, das Schimper, Meyer u. a. zum Beweis der Individualität der Plastiden höherer Pflanzen zusammengetragen haben, kann für die letzteren die Annahme einer Entstehung aus Chondriosomen kaum aufrecht erhalten werden. Wir anerkennen zwar den in allen diesbezüg-

lichen Arbeiten enthaltenen, theoretisch interessanten Gedanken von der Einheit in fundamentalen Lebensprozessen, der — um nur einen Autor zu zitieren — in den Worten Lewitsky's zum Ausdruck kommt (1910, pag. 242): „Die soeben beschriebene Entwicklung der Chromatophoren aus den Chondriosomen zeigt, daß im Pflanzenreiche die letzteren als ebensolche Bildungs- oder Differenzierungsorganula, wie im Tierreiche betrachtet werden müssen." Nun ist aber auch für das Tierreich die vor allem von Meves und Duesberg behauptete Bedeutung der Chondriosomen, als die „histologisch-optisch sichtbaren" (Heidenhain) Anlagen oder Organellen sämtlicher spezifischer Differenzierungen der Zellen, noch keineswegs bewiesen. Heidenhain (1911, pag. 1089) betont mit Recht: „Was die weitere Entwicklung der Chondriosomen anlangt, so mag es sein, daß aus ihnen einige Differenzierungen des adulten Körpers hervorgehen. Doch wäre der betreffende Nachweis durch die fortlaufende Seriierung der Strukturbilder zu geben; die Farbenreaktion im allgemeinen halte ich nicht für beweiskräftig. Nach meinem Urteile genügen auch für die Muskelfibrillen die bisherigen Darlegungen von Meves und Duesberg nicht." Das Unbewiesene in der von Meves u. a. angestrebten Ausnützung der tierischen Chondriosomen als Anlagesubstanz, spricht aber entschieden gegen eine Herleitung der Chromatophoren höherer Pflanzen von Chondriosomen, da diese Annahme weniger auf Tatsachen, als vielmehr auf reine Analogie mit dem Tierreich sich gründet, was aus zahlreichen Arbeiten klar hervorgeht. Wollte man aber trotz alledem noch an einer Differenzierung der Chromatophoren aus Chondriosomen festhalten (für die höheren Pflanzen), so wäre man, nachdem Sapĕhin's und meine Befunde die gegenseitige Unabhängigkeit dieser Zellbestandteile außer Zweifel gesetzt, zu folgender Überlegung gezwungen: Bei den Algen findet nie eine Chromatophorenneubildung statt; die Chromatophoren gehen stets nur durch Teilung auseinander hervor (Schmitz 1882). Übereinstimmend ist das Verhalten der Chromatophoren bei Leber- und Laubmoosen (Sapĕhin und Scherrer, 1913); hier lassen sich außerdem von den Chromatophoren unabhängige Chondriosomen nachweisen. Bei den Phanerogamen ist die Kontinuität der Chromatophoren verloren gegangen, dafür sind die Chondriosomen, die ursprünglich bloße Stoffwechselprodukte waren — was wir eben noch erörtern werden — zu formativen Elementen geworden, zur Anlagesubstanz der Chromatophoren (Lewitsky u. a.). — An eine solche phylogenetische Spekulation wird aber im Ernste niemand glauben. Der aus meinen Resultaten an Anthoceros gezogene Schluß, daß auch bei den höheren

Pflanzen den Chondriosomen jedenfalls nicht die Rolle von Chromatophorenbildnern zukommen kann, scheint nach den gegebenen Darlegungen größte Wahrscheinlichkeit zu besitzen.

3. Über die Bedeutung der Chondriosomen von Anthoceros.

Da bei Anthoceros die Chondriosomen weder das der Chromatophorenbildung, noch anderen Differenzierungsprozessen (Anlage von Geweben, Bildung von Fettkörnern usw.) „zugrunde liegende materielle Substrat" darstellen und sich doch konstant in allen Zellen des Gameto- und Sporophyten finden — mit Ausnahme der Scheitelzelle, der ausgewachsenen Sporenmutterzellen und der Sporen — so legt das den Gedanken nahe, daß den Chondriosomen doch irgendeine Bedeutung im Leben der Pflanze zukommen müsse.

Anhaltspunkte für die Annahme einer Funktion liegen z. B. in den bereits betonten, auffallenden Unterschieden des Chondriosomengehaltes und der Chondriosomenausbildung bestimmter Zellen und Gewebe von Anthoceros vor. Wie wir gesehen haben, ist diese Erscheinung besonders ausgeprägt in den Zellen des Sporogonfußes (Fig. 8), den diesen benachbarten (Fig. 5 u. 6) oder in der Umgebung der Nostoc-Kolonien gelegenen Thalluszellen (Fig. 9—11) und in den durch intensives Wachstum ausgezeichneten Sporenmutterzellen (Fig. 22). Durch Chondriosomenreichtum zeichnen sich ferner die Zentralzellen aus (Fig. 19 u. 20), durch besonders große Chondriokonten die befruchtungsfähigen Eizellen. Alle diese Zellen sind charakterisiert durch intensive Stoffwechselvorgänge. Vom Thallus zum Sporogon findet ein reger Stofftransport statt, wahrscheinlich desgleichen von dem Thallus zu den Nostoc-Zellen oder umgekehrt[1]). Die Sporenmutterzellen erfahren eine enorme Größenzunahme; nach Erreichung der definitiven Größe verschwinden die Chondriosomen. Die Zentral-

1) Es sei darauf hingewiesen, daß gerade die ersten Beobachtungen über pflanzliche Chondriosomen an lebhaft funktionierenden Zellen gemacht wurden. Meves (1904) fand Chondriosomen in den Tapetenzellen von Nymphaea alba. Ebenfalls als Chondriosomen zu deutende Strukturen beobachteten Beer (1906) in den Tapetenzellen verschiedener Onagraceen, Tischler (1906) in den Tapetenzellen von Ribes intermedium, Schniewind-Thies (1897) in den Septalnektarien einiger Liliaceae. Němec (siehe bei Tischer, 1906, pag. 569) berichtet über „Mitochondrien oder chromidienartige Gebilde" in den Riesenzellen der Gallen.

zelle wächst vor ihrer Teilung, die Eizelle vor der Befruchtung beträchtlich heran. Dieses Zusammenfallen vermehrter Stoffwechseltätigkeit mit der Anhäufung und speziellen Ausbildung der Chondriosomen ist so häufig, daß es nicht zufällig sein kann. Ich stehe deshalb nicht an, diese beiden Erscheinungen in ursächlichen Zusammenhang miteinander zu bringen und den Chondriosomen von Anthoceros eine ernährungsphysiologische Bedeutung zuzumessen.

Ich bin mir wohl bewußt, auf Grund rein topographischer Verhältnisse auf diese Ansicht geführt worden zu sein, und daß mikrochemische und experimentelle Beweise, die zu erbringen den Rahmen der vorliegenden morphologischen Arbeit weit überschritten hätte, noch ausstehen. Aber die fortwährend sich mehrenden Stimmen, welche sowohl die tierischen, als die pflanzlichen Chondriosomen nicht als permanente, aktive, die verschiedensten Zellstrukturen liefernde Zellorgane anerkennen, rechtfertigen durchaus meine Annahme. So macht Löwschin (1913) auf die auffallend weitgehende Analogie zwischen Myelinformen und Chondriosomen aufmerksam und vermutet, daß diese Zellbestandteile identisch sind; diese Vorstellung ist von großer physiologischer Tragweite und bestätigt meine Ansicht von der Bedeutung der Chondriosomen.

Diejenigen Autoren, welche die pflanzlichen Chondriosomen mit den tierischen identifizieren, stützen sich vor allem darauf, daß zur Sichtbarmachung der betreffenden Strukturen im Tier- und Pflanzenreiche dieselben Methoden der Fixierung und Färbung in Anwendung gebracht werden müssen. Die chondriosomenfixierenden Flüssigkeiten zeichnen sich aus durch das Fehlen oder den minimalen Gehalt an Essigsäure. Somit ergibt sich als weitere Charakterisierung der Chondriosomen ihre Löslichkeit in Essigsäure. Benda beobachtete diese Eigenschaft für die Mitochondrien der Hodenzellen und modifizierte danach das Flemming'sche Fixierungsgemisch, indem er den Gehalt an Essigsäure herabsetzte. Nach Lewitsky (1912, I) und Guilliermond (1912, VI) sollen auch die pflanzlichen Chondriosomen in Essigsäure gelöst werden. Lewitsky bezeichnet als „chondriosomenzerstörend" eine Konzentration der Essigsäure von 20%, Guilliermond eine Konzentration, wie sie der Essigsäure in den Fixierungsgemischen von Lenhossek oder Bouin zukommt.

Da die lösende Wirkung der Essigsäure auf die Chondriosomen von Interesse ist, indem sie wenigstens einen Anhaltspunkt für die

Identifizierung der tierischen und pflanzlichen Chondriosomen abgeben kann, so habe ich über diesen Punkt an den Chondriosomen von Anthoceros spezielle Versuche angestellt. Zur Prüfung auf die Löslichkeit dienten mir die großen Chondriokonten des Sporogonfußes und des ihn umgebenden Thallus. Zuerst stellte ich fest, daß fertige Präparate aufgelöst, die Schnitte entfärbt und wieder gefärbt werden können, ohne Beeinträchtigung des bei der ersten Färbung erhaltenen Bildes. Hierauf wurden aus erstmalig gefärbten Schnitten einige Zellen mit möglichst großen Chondriokonten genau gezeichnet, die Präparate aufgelöst, für eine bestimmte Zeit in Essigsäure von verschiedener Konzentration gebracht, während ca. 1 Stunde ausgewaschen und zum zweiten Male gefärbt. An Hand der Zeichnung konnte festgestellt werden, ob eine Lösung der Chondriosomen stattgefunden oder nicht. Die Versuche wurden angestellt mit 5%iger Essigsäure, also dem Konzentrationsgrad, welchen die Säure in der starken Flemming'schen Lösung aufweist, mit 20%iger (Lewitsky), 30%iger, 50%iger und konzentrierter Essigsäure. Die Einwirkungszeit betrug 24—48 Stunden. In allen Fällen gelang es mir, die Chondriosomen noch sichtbar zu machen. Da die Bilder, welche bei Anwendung der verschiedenen Konzentrationsgrade der Essigsäure innerhalb 24 Stunden erhalten wurden, in ihrer Deutlichkeit keine Unterschiede zeigten, so ist es nicht ausgeschlossen, daß die Chondriosomen durch die Essigsäure nicht gelöst werden, wohl aber ihre Eigenschaft der Farbstoffspeicherung fast vollständig verlieren, ähnlich wie z. B. chromierte Stärkekörner. Sollten auch die pflanzlichen Chondriosomen, wie für die tierischen angegeben wird, keine einheitliche chemische Substanz darstellen, so könnte möglicherweise auch nur der Teil in Lösung gegangen sein, der die Färbung hauptsächlich bedingt, also wahrscheinlich die albuminoide oder protoplasmatische Grundlage, während die andere, vielleicht lipoide Substanz, zurückbleibt und sich fast oder gar nicht mehr färben läßt.

Das Verhalten der Chondriosomen von Anthoceros gegenüber Essigsäure möchte ich folgendermaßen formulieren:

Die Essigsäure setzt die Darstellungsmöglichkeit der Chondriosomen herab, wobei aber vorläufig unentschieden bleiben muß, ob eine teilweise Lösung der Chondriosomensubstanz oder bloß eine chemische Veränderung derselben im Sinne einer Sistierung der Tingierbarkeit stattfindet.

Besondere Aufmerksamkeit habe ich im Verlaufe der Untersuchung der Frage der Chondriosomenvermehrung zugewandt.

Wir haben schon auf das Fehlen oder spärliche Vorkommen der Mitochondrien und kleineren Stäbchen in den Zellen hingewiesen, in welchen die großen Chondriokonten sich vorfinden (Fig. 5, 6, 8, 10). Das deutet doch unmittelbar darauf hin, daß die in anderen Thalluszellen (Fig. 4) vorhandenen Mitochondrien und feinen Stäbchen zu den großen Chondriokonten geworden sind. Nach der physiologisch maximalen Beanspruchung aber verschwinden die Chondriokonten vollständig; sie sind in den Stoffwechselprozessen aufgegangen Den schönsten Beweis hierfür haben wir in den Sporenmutterzellen, in denen die Chondriokonten nicht mehr nachweisbar sind, wenn die Zellen ihre definitive Größe erreicht haben.

Aus dem bloßen Vorhandensein von Mitochondrien und Chondriokonten in den gleichen Zellen auf eine Teilung der Chondriosomen zu schließen, wäre nicht weniger willkürlich, als aus der Existenz größerer und kleinerer Stärkekörner einen genetischen Zusammenhang derselben zu konstruieren. Ein längerer Faden kann vielleicht hie und da durch Querbruch in kleinere Stücke zerfallen, ein Vorgang, der aber streng auseinanderzuhalten ist von dem Teilungsvorgang eines individualisierten Gebildes, z. B. eines Chromatophors. Der Satz „omne mitochondrium e mitochondrio“ besitzt für die Chondriosomen von Anthoceros keine Gültigkeit; er setzt einen kontinuierlich existierenden Zellbestandteil voraus, was die Chondriosomen nach dem oben Gesagten nicht sind.

Zum Schlusse dieses Abschnittes möchte ich noch einige Bemerkungen machen über die zur Anwendung gelangte Terminologie der Körner und fadenförmigen Strukturen. Meine Resultate über die Bedeutung der Chondriosomen weichen in so manchen Punkten von denen des Großteils der Forscher ab, welche sich mit diesem Gegenstand beschäftigt haben, daß es gerechtfertigt gewesen wäre, für die von mir beobachteten Strukturen neue Namen einzuführen. Ich habe aus verschiedenen Gründen davon abgesehen. Einmal, weil die gebrauchten Termini keine chemischen, sondern rein morphologische Begriffe darstellen und weil ich, gerade aus diesem Grunde, andererseits nicht einsehe, warum man in einer Disziplin, die noch so jungen Datums ist, wie die pflanzliche Chondriosomenforschung, durch möglichst viele neue Namen Verwirrung anrichten soll.

Ich habe die Ausdrücke in folgendem Sinne gebraucht: Der Name Mitochondrien (Fadenkörner) deutet mir die Eigenschaft derselben an, zu Fäden heranzuwachsen oder sich zu solchen zusammenzulagern. Will man die genetischen Vorgänge völlig außer acht lassen,

so kann der Ausdruck im weitesten Sinne besagen, daß die Mitochondrien substantiell gleich seien den Fäden, den Chondriokonten (Körnerfäden). Damit ist umgekehrt auch ausgedrückt, daß die Chondriokonten aus den Körnern hervorgegangen sind oder doch aus der gleichen Substanz bestehen wie diese. Die substantielle Übereinstimmung der beschriebenen Körner und Fäden trifft zweifellos für Anthoceros zu.

In obigem Sinne gebraucht, sind die Bezeichnungen völlig „neutral"; sie deuten weder auf eine verwandtschaftliche Beziehung der pflanzlichen zu den tierischen Chondriosomen hin, noch schließen sie eine solche aus.

III. Zur Kenntnis von Bau, Lage und Teilungsform der Chromatophoren von Anthoceros.

1. Teilungsvorgang und Lagerung der Chromatophoren.

Die Chromatophoren von Anthoceros stellen in der Regel scheiben- oder linsenförmige Gebilde dar, die von der Fläche betrachtet, mehr oder weniger kreisrund (Fig. 47), breitspindelförmig (Fig. 44) oder unregelmäßig ellipsoidisch (Fig. 43) erscheinen. Für die Anthoceroszellen gilt als allgemein charakteristisch der Besitz eines einzelnen Chromatophors. Dieses Verhalten bildet die Regel, ist aber, wie wir später sehen werden und wie schon Schimper nachwies (1885, pag. 21), nicht ohne Ausnahmen. Die Größe des einzelnen Chromatophors richtet sich nach der Funktionsbeanspruchung. In den kräftig assimilierenden Zellen des Thallus und der Sporogonwand (die Epidermis ausgenommen) bedeckt der Chromatophor den größten Teil der Wand, welcher er anliegt. In den Zellen des Sporogonfußes erreicht der bräunlich grüne Chloroplast kaum mehr die Größe des Kerns, ebenso in den Zellen des Involucrums.

Die Aufeinanderfolge der Teilungsvorgänge von Chromatophor Kern und Zelle ist uns schon bekannt. Sie ist für alle monochloroplastischen Zellen die gleiche.

Die Chromatophoren des Genus Anthoceros sind pyrenoidführend. Bevor ich auf den eigentümlichen Bau der Pyrenoide und ihr Verhalten bei der Chromatophorenteilung eintrete, sei es mir gestattet, vorerst den letzteren Vorgang allein noch etwas genauer zu betrachten. Fig. 44—46 zeigen den Verlauf der Teilung, wie er für beide untersuchten Arten typisch ist. Der Teilung geht ein Wachstum des Chromatophors in einer zur Teilungsebene senkrechten Richtung voraus. Das eigent-

liche Teilungsphänomen ist eine einfache Einschnürung in den mittleren Teilen des gestreckten Chromatophors (Fig. 45), wobei er gleichmäßig grün gefärbt bleibt. Durch Vertiefung der Furche wird, ohne daß die Chloroplasten auseinanderweichen, ihre vollständige Trennung herbeigeführt (Fig. 46). In den Sporogonwandzellen von Anthoceros punctatus, die immer zwei Chloroplasten enthalten, spielt sich die Teilung derselben nach einem etwas abweichenden Modus ab (Fig. 39—41). Hier schreitet die der Streckung folgende Einschnürung nur bis zu einem gewissen Punkte fort und steht dann still. Es bleibt in der Einschnürungszone eine die beiden Tochterchloroplasten verbindende Brücke zurück (Fig. 39). Sie wird durch das Auseinanderweichen der Chromatophoren immer dünner (Fig. 40 u. 41), bis sie schließlich zerreißt, was aber oft erst dann erfolgt, wenn die Zelle sich zur Teilung anschickt. Das Verbindungsstück verliert meistens früher oder später den Chlorophyllfarbstoff. Die Entfärbung kann auf sehr verschiedenen Stadien der Teilung eintreten, zuweilen schon, wenn die Einschnürung noch verhältnismäßig wenig fortgeschritten, häufiger dagegen erst, nachdem der Verbindungsstrang durch Ausziehen dünner geworden ist (Fig. 40 u. 41). Im ersteren Falle entsteht eine eigentliche farblose Teilungszone, wie sie zuerst Mikosch (1877) für die Chloroplasten der Luftwurzeln von Hartwegia comosa beschrieben hat.

An den durch einen schmalen Strang miteinander in Verbindung stehenden Tochterchromatophoren habe ich hie und da pseudopodienartige Fortsätze beobachten können (Fig. 42), die keineswegs etwa einen formbeständigen gelappten Rand bildeten[1]), sondern langsame, aber deutliche Ortsveränderungen zeigten. Die Bewegung der Pseudopodien, sowie die in Fig. 39—41 dargestellten Teilungsvorgänge der Chloroplasten konnten in einer 3 %igen Rohrzuckerlösung mehrere Stunden beobachtet werden. Die Zellen waren nach 9 Stunden noch lebend und bedurften nach diesem Zeitraume einer Behandlung mit 35 %iger Zuckerlösung, um plasmolysiert zu werden. Hinzugefügtes Wasser machte die Plasmolyse, sofern sie nicht zu stark vorgeschritten war, stets rückgängig, ein Zeichen für die Lebensfähigkeit der Zellen. Die amöboiden Formveränderungen der Chromatophoren sind an frischen

---

1) Nach Schimper (1885, pag. 45) stellen die Chloroplasten der Anthoceroten eine große „gelappte Scheibe“ dar. Demgegenüber sei bemerkt, daß die Chromatophoren der beiden von mir untersuchten Arten wohl meistens scheibenförmig, niemals aber gelappt sind. Man muß sich deshalb die in Fig. 42 abgebildeten Chromatophoren als durch amöboide Formveränderung, aus normalerweise anders gestalteten Chromatophoren entstanden denken.

Schnitten ebenso schön wie in Zuckerlösung, in reinem Wasser zu verfolgen, nur weniger lang. Plasmolytika zeigen keinen deutlich wahrnehmbaren Einfluß auf den zeitlichen Verlauf der Bewegungen (vgl. dagegen Küster, 1911, pag. 363). Die Bildung von Pseudopodien, welche durchaus keine Absterbephänome darstellt, beweist den flüssigen Aggregatzustand der Chromatophoren von Anthoceros und führt uns zugleich auf die Frage nach der Mechanik der Formveränderungen, als deren spezieller Fall wir auch die Chromatophorenteilungen auffassen dürfen. Resultiert die Einschnürung der Chromatophoren oder die Bildung und Veränderung von Pseudopodien allein aus der Tätigkeit der eigenen lebendigen Substanz oder aus der Einwirkung des umgebenden Protoplasmas der ganzen Zelle? In den zurzeit vorliegenden Tatsachen dürfte ein zwingender Beweis für die eine oder andere Ansicht kaum enthalten sein und es kann nicht meine Aufgabe sein — so interessant und verlockend sie ist — die verschiedenen Meinungen gegeneinander abzuwägen[1]).

Als auffallende Erscheinung bei der Teilung der Chromatophoren von Anthoceros ist die Lage des Kerns erwähnt worden (Fig. 2, 39, 45 und 46). Man könnte versucht sein, in dieser immer wiederkehrenden, bestimmten Stellung von Kern und Teilungsfigur den Ausdruck einer funktionellen Beziehung zu erblicken. Doch lassen sich hierfür zurzeit wohl kaum genügende Beweise erbringen.

Nicht weniger auffallend ist die auch von Němec (1910, pag. 372) erwähnte Erscheinung, daß der Kern schon dem ruhenden Chromatophor fast immer anliegt. Dasselbe hat Haberlandt (1888) in den, durch den Besitz eines einzigen, muldenförmigen Chlorophyllkörpers ausgezeichneten Assimilationszellen der Laubblätter von Selaginella Martensii und grandis beobachtet. Nachdem Haberlandt bereits früher (1887, pag. 120 ff.) in teilweiser Übereinstimmung mit Klebs und Schimper „diese lokalen Beziehungen mit dem Einfluß des Zellkerns auf die Stärkebildung“ wahrscheinlich zu machen versuchte, hat er auch aus den Beobachtungen an Selaginella den Schluß gezogen, daß die den Chlorophyllkörpern der Trichterzellen von Selaginella Martensii

---

1) Sollte die alte Angabe von Reinke, wonach Chlorophyllkörper auch außerhalb der Mutterzelle „fortvegetieren und sich durch Teilung vermehren“ können (zitiert nach Schmitz, 1882, p. 104), durch die experimentellen Untersuchungen Famintzin's — dem es gelang, isolierte Chlorophyllkörner mehrere Wochen lang am Leben zu erhalten (1912, II, pag. 58) — Bestätigung erfahren, so würde sich die Frage aufs einfachste entscheiden.

anliegenden Zellkerne „mit großer Wahrscheinlichkeit“ einen Einfluß auf die Stärkebildung ausüben. „Der Zellkern erscheint gewissermaßen als das Bildungszentrum eines „Amylumherdes“, gleichwie das Pyrenoid im Chloroplasten von Anthoceros und so vielen Algen.“ Diesem Ausspruch Haberlandt's zufolge beeinflussen Zellkern und Pyrenoid die Stärkebildung und Klebs vermutet, daß die Pyrenoide den Einfluß der Kerne ersetzen können. Zugunsten dieser Ansicht würde sprechen, sagt Haberlandt (1888, pag. 306), wenn „bei Anthoceros die Zellkerne den Chlorplasten, deren jeder mit einem Pyrenoid versehen ist, nicht anliegen.“ Meine Untersuchungen ergaben das gerade Gegenteil. Es gehört zu den Seltenheiten, wenn der Zellkern den pyrenoidführenden Chloroplasten von Anthoceros Husnoti und punctatus nicht anliegt. Dabei habe ich aber niemals einen Anhaltspunkt gefunden, der die Annahme einer Beeinflussung der Stärkebildung durch den Zellkern gerechtfertigt hätte. Die Fälle, wo in der Nähe des Kerns Stärkekörner allein oder vermehrt auftreten, sind so verschwindend klein, daß sie als bloße Zufälligkeiten gedeutet werden müssen.

2. Die Pyrenoide der Anthoceroschromatophoren.

Als wichtigste Eigentümlickeit des inneren Baues der Chromatophoren von Anthoceros ist der Besitz eines Pyrenoids zu erwähnen. Trotzdem die Pyrenoide von Anthoceros wegen ihres isolierten Vorkommens innerhalb der Archegoniaten besonderes Interesse beanspruchen, sind sie nie Gegenstand spezieller Untersuchungen geworden und dürften meine Beobachtungen über die Morphologie dieser Gebilde eine Lücke ausfüllen.

Die Pyrenoide sind bei beiden untersuchten Anthoceros-Arten in der lebenden Zelle schwer nachzuweisen. Die Sichtbarmachung des feineren Baues benötigt die Anwendung geeigneter Fixierungs- und Tinktionsmittel. Die Pyrenoide zeigen sich gegenüber Benda'schem Kristallviolett sehr stark färbbar. Ich konnte also in den gleichen Präparaten neben den Chondriosomen und Chromatophoren auch die Pyrenoide studieren. Es wurden aber noch einige, speziell zum Zweck der Pyrenoidendarstellung empfohlene Methoden verwendet, vor allem die von Zimmermann (1892, pag. 202) angegebene Säurefuchsinfärbung, die Meyer'sche Safraninfärbung (1907, pag. 23) und eine Färbung mit stark verdünnter, wässeriger Eosinlösung. Die besten Resultate ergab eine Tinktion mit Biondi-Ehrlich-Heidenhain's

Dreifarblösung (Grübler). Es war von vornherein wahrscheinlich, daß für die Färbung der Pyrenoide der sauere Komponent der Lösung, das Säurefuchsin, in Betracht fallen würde; andererseits aber hätte das Methylgrün die Gegenwart von Chromatin (Basichromatin) erkennen lassen müssen. Diesem Punkte habe ich deswegen einige Aufmerksamkeit geschenkt, weil bekanntlich schon mehrmals der Gedanke von der Kernnatur der Pyrenoide ausgesprochen worden ist.

Bereits Schmitz betont das analoge Verhalten der Pyrenoide und Chromatinkörner gegenüber organischen Farbstoffen. Auf eine Angabe von Zacharias (1881, pag. 175) sich stützend — wonach die tingierbare Kernsubstanz (Chromatin) mit dem Nuklein identisch ist — glaubt Schmitz, es werde „sich voraussichtlich auch die Substanz der Pyrenoide der Hauptmasse nach aus einem nukleinartigen Körper gebildet erweisen, da dieselben in so zahlreichen Punkten mit den Chromatinkörpern der Zellkerne übereinstimmen". Gegen diese Ansicht nimmt Schimper Stellung; er sagt: „Aus dem Verhalten der Pyrenoide und Chromatinkörper (inkl. Nukleolen) gegen Tinktionsmittel läßt sich also nur schließen, daß dieselben substantiell weder übereinstimmen, noch sogar nahe verwandt sind. Zu dem gleichen Resultat führt auch das Verhalten gegen andere Reagentien" (1885, pag. 83). Trotz dieser Angaben Schimpers will v. Derschau (1909) bei Chlorophyceen „direkte amöboide Kernfortsätze" gesehen haben, welche mit dem aus Kernsubstanz bestehenden Pyrenoid in Verbindung treten sollen. Mereschkowsky spricht die Pyrenoide als „umgewandelte, primitive Kerne" an (1905, pag. 600).

Die Pyrenoide von Anthoceros sind von den Zellkernen substantiell verschieden. Abgesehen, daß lokale Beziehungen, die sich in der Lagerung oder durch verbindende Fortsätze äußern könnten, durchaus fehlen, ergeben sich keine übereinstimmenden Färbungen und Reaktionen. Die Pyrenoide sind typische Proteinstoffe: Salpetersäure zeigt durch die Gelbfärbung die Bildung der Xanthoproteinsäure an. Gelbes Blutlaugensalz und Eisenchlorid (Zacharias) geben eine intensive Blaufärbung. Millon'sches Reagens färbt schwach rot. Die Biuretreaktion, mit Kupfersulfat und Kalilauge hat häufig versagt, ist aber vereinzelt eingetreten. Kochsalz- und Natriumkarbonatlösung, in welchen nach Zacharias die Nukleine löslich sind, zeigen diese Wirkung auf die Pyrenoide nicht. Das Ehrlich-Biondi'sche Farbstoffgemisch tingiert die Pyrenoide rot, die Kerne grün. Diese Farbreaktion dürfte, wenn auch ihre mikrochemische Zuverlässigkeit noch umstritten

ist, neben den angeführten Reaktionen ein gewichtiges Wort sprechen gegen die Kernnatur und den Chromatingehalt der Pyrenoide.

Die ruhenden Pyrenoide von Anthoceros Husnoti und punctatus, die sich nur durch ihre Größe unterscheiden (vgl. Fig. 44 und 47), zeigen je nach der Dicke des Chromatophors eine kugelige, sphäroidisch mehr oder weniger abgeplattete oder scheibenförmige Gestalt. Das Pyrenoid besteht — im Gegensatz zu allen bis jetzt beschriebenen Pyrenoiden — nicht aus einer einheitlichen, homogenen Masse, sondern aus einer großen Zahl dicht zusammenschließender Körner (Fig. 44 und 47). Diese repräsentieren nicht etwa jedes für sich, wohl aber in ihrer Gesamtheit ein Pyrenoid und seien deshalb mit dem Ausdruck Pyrenoidkörner belegt. Eine Neubildung der Pyrenoide habe ich nie feststellen können. Die Vermehrung vollzieht sich ausschließlich durch Teilung und steht in engster Beziehung zu der Vergrößerung und Vermehrung der Chromatophoren. Die Teilung von Chromatophor und Pyrenoid kann gleichzeitig (Fig. 45 und 46) geschehen oder die letztere geht der ersteren voraus (Fig. 48 und 49). Der Teilungsvorgang für das Pyrenoid von Anthoceros Husnoti verläuft wie folgt:

Mit der Streckung des Chromatophors erfährt das ruhende Pyrenoid eine Veränderung im gleichen Sinne, erscheint dabei aber noch als kompaktes Gebilde. Bei beginnender Einschnürung des Chromatophors werden die Pyrenoidkörner aus dem Verbande gelöst. Sie weichen senkrecht zur Richtung der Teilungsebene auseinander, bald größere oder kleinere Abstände zwischen sich lassend, immer aber so, daß sie in ungefähr gleicher Zahl den Tochterchromatophoren zukommen (Fig. 45). Nach vollendeter Durchschnürung des Chromatophors sind die Pyrenoidkörner der Teilungszone genähert, exzentrisch gelagert, etwas zusammengedrängt (Fig. 46). Dann wandern die Chromatophoren auseinander; die Pyrenoidkörner nehmen zentrale Lage ein und schließen, wie es für das Ruhestadium charakteristisch ist, wieder eng zusammen [Fig. 43[1]) unten].

Für dieses eigentümliche Verhalten der Pyrenoide von Anthoceros Husnoti, ihre Zusammensetzung aus Körnern und die Art der Ver-

---

1) Fig. 38 und 43 geben uns Aufschluß über die Chromosomenzahl des Gameto- und Sporophyten von Anthoceros Husnoti; die Zahl stimmt überein mit der von Davis (l. c. pag. 90) für Anthoceros laevis gefundenen und beträgt für den Gametophyten vier (Fig. 38; vier ungespaltene Mutterchromosomen in Pol- und Äquatorialansicht), für den Sporophyten acht (Fig. 43; 16 Tochterchromosomen).

teilung derselben auf die Tochterchromatophoren, wollte sich anfangs keine befriedigende Erklärung finden lassen. Da nach der vorhandenen Literatur solche Verhältnisse bei anderen pyrenoidführenden Chromatophoren noch nicht beobachtet worden sind, glaubte ich mich schon mit der bloßen Tatsache abfinden zu müssen, ohne für dieselbe eine Erklärung geben zu können. Das Studium von Anthoceros punctatus zeigte mir in unerwarteter Weise den Weg, auf dem eine Deutung möglich war. Die Pyrenoide von Anthoceros punctatus zeigen nämlich Verhältnisse, die einerseits direkt zu den Pyrenoiden der Algen, anderseits zu denen von Anthoceros Husnoti hinüberleiten.

Betrachten wir zuerst, soweit es für unsere Zwecke nötig ist, die Pyrenoide der Algen, speziell die von Zygnema. Es lag mir vor allem daran, festzustellen, ob hier, ähnlich wie bei Anthoceros, die Substanz des Pyrenoids durch einen Teilungsvorgang auf die Tochterchromatophoren übertragen wird oder ob in denselben die Pyrenoide neu entstehen. Ich kam somit auf eine alte Streitfrage zurück, auf die Frage nach der Pyrenoidenvermehrung. Schmitz stellte fest, daß die Vermehrung der Pyrenoide durch Teilung gegenüber derjenigen durch Neubildung weit überwiegt (1883, pag. 81). Eine total abweichende Ansicht vertrat Meyer (1883, II), indem er auf Grund des eckigen Umrisses, der Doppelbrechung (die übrigens nach Schimper nicht existiert, 1885, pag. 76) und übereinstimmender Reaktionen mit den Proteinkristallen von Canna und Phajus, die Pyrenoide von Spirogyra als Proteinkristalle auffaßte (vgl. auch Meyer, 1907, pag. 22). Schimper (l. c. pag. 77) ließ sich durch Untersuchungen an frischen Pflanzen von Bryopsis ebenfalls davon überzeugen, daß „in der Tat bei denselben die Pyrenoide höchst wahrscheinlich Kristalle seien, die nicht durch Teilung, sondern nur durch Neubildung entstehen“. Diese Auffassung ist heute noch allgemein anerkannt, trotzdem nach den Arbeiten von Schimper und Meyer in der Literatur noch oft Angaben über Pyrenoidenteilungen auftauchten.

Meine Untersuchungen, die sich auf Vertreter dreier Algengattungen erstreckten (Zygnema, Spirogyra und Oedogonium), haben ergeben, daß die Pyrenoide keine Kristalle sein können, da sie sich zu teilen vermögen, in gleicher Weise wie die Chromatophoren. Der Teilungsvorgang sei für Zygnema kurz beschrieben, wobei wir das Verhalten der Stärkehülle außer acht lassen können. Die Teilung wird eingeleitet durch eine Streckung des kugeligen oder eckigen (Fig. 50) Pyrenoids. Dann beginnt sich das Pyrenoid

gewöhnlich ziemlich in der Mitte einzuschnüren (Fig. 51). Die Einschnürung wird enger (Fig. 52) und führt schließlich zu einer vollständigen Trennung in zwei Pyrenoide, die anfänglich in ihrer Form deutlich die Entstehung verraten (Fig. 53) und sich erst beim Auseinanderrücken abrunden. Die Teilung liefert meist zwei Amylumherde von ungefähr gleicher Größe. Nun beobachtet man in den Chromatophoren von Zygnema oft außerordentlich kleine Pyrenoiden, für welche Schmitz (1882, pag. 74) eine Neubildung annahm, da es ihm nie möglich war, eine Ungleichteilung der größeren Amylumherde aufzufinden. Ich hatte nun das Glück, in meinen Präparaten Stadien anzutreffen, die klar beweisen, daß auch diese kleinsten Pyrenoide nicht durch Neubildung, sondern durch extrem inäquale Zweiteilung entstehen (Fig. 54 u. 55).

Für Spirogyra kann ich die schon von Schmitz gemachte Angabe über eine Vermehrung der Pyrenoide durch Teilung nur bestätigen (Fig. 56—58). Die ruhenden Pyrenoide (Fig. 56) sind meist eckig, seltener rundlich, wie auch Meyer sagt.

Die Teilung der Pyrenoide von Oedogonium verläuft in der für Zygnema beschriebenen Weise (Fig. 59).

Vergleichen wir das Verhalten der Pyrenoide von Anthoceros Husnoti und der angeführten Algen, so sehen wir die Kluft, die in morphologischen Verhältnissen besteht, schon in einem Punkte überbrückt: An beiden Orten wird die Pyrenoidsubstanz auf die Tochterchromatophoren übertragen. Es bleibt also noch der Unterschied im abweichenden Bau des Pyrenoids zu erklären und das dadurch bedingte eigentümliche Verhalten bei der Teilung. Die Pyrenoide von Anthoceros punctatus vermögen uns Aufschluß zu geben. Sie bestehen ebenfalls aus einer großen Zahl von Körnern, die aber so eng aneinandergeschmiegt sind, daß nur ganz scharfe Färbungen mich von der gehegten Meinung, ein einheitliches Pyrenoid vor mir zu haben, befreien konnten. Der enge Verband der Pyrenoidkörner kommt auch während der Teilung zum Ausdruck. Die Teilung spielt sich genau so ab wie bei einem typischen Algenpyrenoid; man vergleiche nur die Teilungsbilder der Fig. 48 u. 52, ferner der Fig. 49 u. 53.

Nach obigen Ausführungen scheint mir folgende Auffassung der Pyrenoide von Anthoceros Husnoti und punctatus die natürlichste zu sein:

Die pyrenoidhaltigen Chloroplasten der beiden Anthoceros-Arten sind intermediäre Formen; sie leiten über

zu den pyrenoidfreien Chromatophoren, die innerhalb der Anthocerotaceae bei den Vertretern der von Campbell aufgestellten Gattung Megaceros (1907) vorkommen, wo zugleich zahlreiche Chromatophoren in den Thalluszellen beobachtet worden sind (vgl. Campbell, 1907, Taf. XLIV, Fig. 11). Im Gegensatz zu den Pyrenoiden der Algen und wohl auch der primitiveren Anthocerosarten[1]) sind diejenigen von Anthoceros Hunoti und punctatus nicht mehr einheitlich, sondern im Zerfall begriffen. Sie vermögen sich aber bei Anthoceros punctatus noch unabhängig vom Chromatophor zu teilen (Fig. 48 u. 49). Diese Fähigkeit geht in der Folge immer mehr verloren. Schon bei Anthoceros Husnoti erweckt es den Anschein, als ob die Teilung des Pyrenoids direkt unter dem Einfluß der Chromatophorenteilung stehe (Fig. 45 u. 46). Vielleicht ließen sich bei einer systematischen Untersuchung der Anthocerotaceae alle Übergänge von Chromatophoren mit einheitlichen Pyrenoiden zu solchen mit im Zerfall begriffenen „Körnerpyrenoiden“ und endlich zu pyrenoidfreien Chromatophoren auffinden.

3. Besondere Ausbildungsformen des Chlorophyllapparates in Zellen des Sporophyten.

Nach den Verhältnissen bei den höheren Pflanzen zu beurteilen, erscheint die Ausbildung des Chlorophyllapparates einer Zelle in Form zahlreicher kleiner Chloroplasten zweifellos am günstigsten. Das Auftreten eines einzelnen, im Verhältnis zur Zelle sehr großen Chromatophors gilt deshalb bis zu einem gewissen Grade mit Recht als primitives Merkmal. In den Anfangsgliedern der phylogenetischen Reihen befindet sich ohne Ausnahme in jeder Zelle ein einziger, großer, mulden- oder sternförmiger Chromatophor, während die Endglieder, sofern sie überhaupt eine höhere Differenzierung erkennen lassen, in den Zellen eine große Zahl kleiner Chromatophoren enthalten (vgl. Schimper, 1885, pag. 20). Die Zersplitterung des Einzelchromatophors in eine Vielzahl von Chromatophoren ist aber nicht sprungweise, sondern ganz allmählich vor sich gegangen, zusammen mit einer fortschreitenden Differenzierung des vegetativen Körpers. Demnach müssen die so

---

1) Eine Anthoceros-Art mit einheitlichem Pyrenoid hat wahrscheinlich Schmitz untersucht, wenn er schreibt (l. c. pag. 41): „Nur in der einfachst organisierten Gruppe der Archegoniaten, den Anthoceroteen, enthalten die Zellen im Innern des einzelnen, scheibenförmigen Chromatophors ein einzelnes, kugeliges Pyrenoid mit dicker Stärkehülle.“

extrem gestalteten Chromatophoren der Anfangs- und Endglieder durch intermediäre Formen miteinander verbunden sein. Schimper (1885) hat an Hand des von de Bary (1881) rekonstruierten Stammbaums der lebenden Thallophyten auf solche phylogenetische Entwicklungsreihen des Chromatophorensystems hingewiesen und gezeigt, wie innerhalb der Hauptreihe — welche nach de Bary in den Phanerogamen gipfelt — bei Anthoceros die erste Andeutung der Zerteilung des bis dahin durch einen einzigen Chromatophor repräsentierten Chlorophyllapparates stattfindet. Die meisten Zellen der Sporogonwand von Anthoceros enthalten nach Schimper nämlich zwei, „diejenigen der Epidermis sogar mehrere Chromatophoren".

Diese Chromatophorenzersplitterung bei Anthoceros geht aber viel weiter, als von Schimper festgestellt werden konnte. Meine Untersuchungen haben gezeigt, daß die Anthocerotaceae hinsichtlich der Formenmannigfaltigkeit ihrer Chlorophyllkörper unter den höheren Pflanzen nur von den Selaginellen erreicht werden, mit deren gestaltenreichen Chromatophoren Haberlandt (1888) uns bekannt gemacht hat.

Das Vorkommen der verschiedenen Ausgestaltungsformen der Chromatophoren von Anthoceros ist auf den Sporophyten beschränkt. In den annähernd isodiametrischen Zellen junger, noch undifferenzierter Embryonen kommen die Chromatophoren stets in Einzahl vor und sind in Gestalt und Größe einander ähnlich. Mit der Anlage des Archespors werden sofort auch Columella und Sporogonwand unterscheidbar. Die Entwicklung der Archesporzellen und ihrer Chromatophoren ist an anderer Stelle geschildert worden. Hier soll allein auf die Ausbildung der Chromatophoren in den Zellen der Sporogonwand und ihrer Epidermis, den Columellazellen und den Elateren eingegangen werden.

Die Columellazellen erfahren eine ganz bedeutende Streckung in der Wachstumsrichtung des Sporogons. Eine ausgewachsene Columellazelle kann eine eben entstandene um das 30fache der Länge übertreffen, bei ganz unbedeutenden Unterschieden in der Breite. Wie reagiert nun der Chromatophor auf eine so weitgehende Formveränderung der Zelle? Es geschieht auf zwei Arten, die darin übereinstimmen, daß die Chromatophorensubstanz auf die ganze Länge der Zelle verteilt wird.

Am häufigsten beobachtete ich, wie der Chromatophor dem Wachstum der Columellazelle von Anfang an folgt (Fig. 24), indem er sich

gleichmäßig auszieht und in älteren Zellen dann einen gestreckten oder etwas gewellten (Fig. 70), überall ziemlich gleich dicken, ungegliederten Strang darstellt, dessen beide Enden gewöhnlich etwas verdickt sind (Fig. 60). Diese Chlorophyllstränge — wie ich die so gestalteten Chromatophoren kurzweg nennen will — dürfen nicht als das Produkt bloßer Formveränderungen der Chromatophoren jüngster Columellazellen angesehen werden, sondern sie haben eine starke Substanzzunahme erfahren. Ein Vergleich der Fig. 24 und 60 zeigt das deutlich. Ferner mögen zum Beweis des eben Gesagten und zugleich zur Illustration der enormen Längen, welche die Chlorophyllstränge erreichen können, folgende Zahlen angeführt werden:

Länge der Chlorophyllstränge in eben differenzierten Columellazellen: 14, 17,8, 19, 20,5, 21 μ.

Länge der Chlorophyllstränge in älteren und ausgewachsenen Columellazellen: 116, 162,4, 175, 208,8, 586,8 μ.

Da die Durchmesser der Chlorophyllstränge verschieden alter Columellazellen sich stets ungefähr gleich bleiben, brauchen sie für einen Vergleich der Substanzmenge nicht in Berücksichtigung gezogen zu werden. Die Chlorophyllstränge enthalten während der Entwicklung des Sporogons reichlich Stärke, welche über den ganzen Chromatophor gleichmäßig verteilt ist (Fig. 60). Die Stärkekörner treten in Form kleiner Spindeln oder Scheibchen auf. Der Kern liegt dem Chlorophyllstrang an, was bei der Schmalheit der Zelle kaum anders zu erwarten ist. Die Pyrenoidkörner werden bei der Streckung des Chloroplasten aus ihrem Verbande gelöst und im ganzen Strang zerstreut (Fig. 70). Die Dehnung des Chromatophors bleibt gewöhnlich etwas hinter dem Wachstum der Columellazellen zurück:

Länge der Columellazellen	130,6	183,28	191,47 μ
Länge des Chlorophyllstranges	116,0	162,4	175,0 μ.

Als seltene Erscheinung sei noch auf die von den Chlorophyllsträngen gebildeten, seitlichen, querverlaufenden Fortsätze hingewiesen, die manchmal in großer Zahl auftreten und bald gestreckt oder gekrümmt, bald zugespitzt oder kropfig aufgetrieben erscheinen. Es kommen Formen zustande, die mit den bizarr gestalteten Chloroplasten vieler Algen wetteifern.

Ganz abweichend verhält sich der zweite Modus der Chromatophorenanpassung an die besondere Ausbildung der Columellazellen. In diesem Fall sieht man eine große Zahl — ich habe bis zu 54 beobachtet — kleinerer und größerer Chlorophyllkörner auftreten, die meistens in der

Längsachse der Zelle oder auch an der Wand liegen und die alle zu einer unverzweigten Kette vereinigt sind (Fig. 61). Die zarten Verbindungsstränge der einzelnen Chlorophyllkörner entbehren häufig des grünen Pigments; trotzdem gehören sie aber nicht etwa dem Cytoplasma an, sondern bestehen aus Chromatophorensubstanz. Dafür spricht die zeitweise beobachtbare Grünfärbung der verbindenden Brücken und ihre Eigenschaft, Stärke zu erzeugen (Fig. 61 oben). Ebensolche, zu Ketten verbundene Chlorophyllkörner hat Haberlandt bei Selaginella gefunden und sie als Chlorophyllketten bezeichnet (1888, pag. 296). Ich werde diese Benennung auch auf die kettenförmig zusammenhängenden Teilkörner von Anthoceros übertragen, die morphologisch und entwicklungsgeschichtlich mit denen der Selaginellen übereinstimmen.

Bei der günstigen Organisation des Anthocerossporogons ist es leicht, auf einem Schnitte sich über die Genese der Chlorophyllketten klar zu werden. Die jüngsten, direkt über der interkalaren Wachstumszone gelegenen Columellazellen enthalten je einen Chromatophor. Er liegt neben dem Kern, in der Mitte der noch fast kubischen Zellen. Während des intensiven Längenwachstums derselben beginnt sich der gestreckte Chloroplast mehrmals zu teilen. Die Einschnürungen führen aber keine vollständige Trennung herbei, so daß die einzelnen Chloroplasten durch mehr oder minder dünne Verbindungsstränge im Zusammenhange bleiben. Die Teilungsebenen sind stets senkrecht zur Längsachse der Zelle gerichtet. Es resultiert eine geradlinige oder etwas gewellte, zum größten Teil in axialer Richtung verlaufende Chlorophyllkette. Sie besteht anfänglich nur aus wenigen Gliedern, welche aber mit zunehmender Länge der Zelle sich wieder teilen, unter Beibehaltung der ursprünglichen Teilungsrichtung. So kann man dann in ausgewachsenen Columellazellen Ketten antreffen, deren Länge 0,5 mm übersteigt. Mag im übrigen in Bezug auf die Länge der Chlorophyllketten und die Zahl der sie zusammensetzenden Chlorophyllkörner eine noch so große Mannigfaltigkeit herrschen, immer entstehen sie durch sukzessive Zweiteilung aus dem, der jungen Columellazelle zugeteilten, einzelnen Chloroplasten.

Wie die Chlorophyllstränge, enthalten auch die Chlorophyllketten mehr oder minder zahlreiche Stärkekörner, die bald gleichmäßig auf alle Glieder der Kette verteilt sind, bald nur in einzelnen Chlorophyllkörnern oder deren Verbindungsbrücken auftreten (Fig. 61).

Bezüglich des Verhaltens der Pyrenoide kann auf Fig. 71 verwiesen werden.

Die Wand eines ganz jungen Sporogons besteht aus gleichgestalteten Zellen mit je einem Chloroplasten. Im Verlaufe der Entwicklung differenziert sich die äußerste Zellschicht zur Epidermis. Ihre Zellen sind, gleich denen der Columella, lang und schmal und enthalten wie diese, Chlorophyllstränge und Chlorophyllketten. In den Epidermiszellen kommen die Chlorophyllstränge seltener vor als die Ketten. In der Columella ist das Gegenteil der Fall. Da die Chlorophyllstränge der Epidermis (Fig. 68) in Bau und Entstehung völlig übereinstimmen mit den in Rede stehenden Bildungen der Columella, so kann ich mich auf einige nähere Angaben über die Epidermis-Chlorophyllketten beschränken (Fig. 62—65 und 69).

Die Chlorophyllketten der Epidermis entstehen genau gleich wie die der Columella, sind aber gegenüber diesen viel kürzer — entsprechend den kürzeren Zellen — und zeigen die Eigentümlichkeit der Verzweigung (Fig. 63 und 64). Die Verzweigungen kommen dadurch zustande, daß sich einzelne Chlorophyllkörner der Kette senkrecht zur Hauptteilungsrichtung vermehren (Fig. 63 oben) oder daß der Mutterchloroplast von Anfang an in verschiedenen Richtungen Teilungen erfährt (Fig. 64). Eine interessante Kettenbildung stellt Fig. 65 dar; ich habe sie nur in einem einzigen Falle beobachtet und konnte deshalb nicht zur Entscheidung bringen, ob es sich um eine in Resorption befindliche Kette handelte oder um eine, die sich — vielleicht als Reaktion auf einen bestimmten äußeren Reiz hin — gedreht und die Schmalseite der Scheiben oder linsenförmigen Chlorophyllkörner nach außen gekehrt hatte. Die Chloroplasten einer Kette enthalten häufig Stärke (Fig. 62 bis 64) und immer einige Pyrenoidkörner, die oft innerhalb eines Chlorophyllkornes wieder zu einem einheitlichen Gebilde zusammentreten (Fig. 69). In den Epidermiszellen kommt es nicht selten zu einer vollständigen Trennung der einzelnen Glieder der Kette. Ich habe in einer Zelle 22 völlig isolierte Chlorophyllkörner gesehen. Wir haben also in einer solchen Chlorophyllkette durchaus nicht einen „einzigen kettenförmig gegliederten Chlorophyllkörper“ zu erblicken (Haberlandt f. Selaginella, pag. 296); vielmehr besteht der Chlorophyllapparat in diesem Falle aus mehreren individualisierten Chlorophyllkörnern, die zwar im Zusammenhange bleiben, sich aber ebensogut vollständig trennen können.

Der in den Epidermiszellen gelegentlich wahrnehmbare Zerfall der Chlorophyllketten leitet über zu dem Verhalten der Chromatophoren in den Elaterenzellen. Hier findet man selten Chlorophyllketten oder -stränge, dagegen meistens 2—10 getrennte, größere, als kreisrunde oder ovoide, mehr oder weniger dicke Scheibchen erscheinende Chloroplasten (Fig. 66 und 67). In der Aufstellung derselben zeigt sich wieder deutlich das Prinzip der möglichst gleichmäßigen Verteilung der Chromatophorensubstanz auf die langgestreckten Zellen. Die Lage der Chloroplasten wird fixiert durch die zwischen denselben gewöhnlich in Einzahl auftretenden Vakuolen.

Es erübrigt uns noch, mit einigen Worten der Chromatophoren der subepidermalen Sporogonwandzellen Erwähnung zu tun. Bei Anthoceros Husnoti sind die Wandzellen des Sporogons, namentlich im unteren Teile, nicht merklich in die Länge gestreckt und der Einzelchromatophor bleibt als einheitliche große Scheibe erhalten. Die Sporogonwandzellen von Anthoceros punctatus hingegen zeichnen sich im ganzen Verlaufe ihrer Entwicklung durch bedeutende Länge aus. Sie besitzen ohne Ausnahme zwei Chloroplasten; sie bleiben größtenteils im Zusammenhang (Fig. 40 und 41), oft jene amöboiden Formveränderungen zeigend, wie sie in Fig. 42 wiedergegeben sind. Němec (1910, pag. 375) hält es nicht für ausgeschlossen, daß der eine der beiden Chloroplasten mütterlicher, der zweite väterlicher Herkunft sei. Diese Annahme ist unhaltbar, da, wie wir gesehen haben, die Spermatozoiden von Anthoceros chromatophorenfrei sind, also der Eizelle kein väterlicher Chromatophor zugeführt wird, und da auch im jungen Embryo alle Zellen konstant nur einen Chromatophor enthalten.

Bedenken wir, daß alle die angeführten Ausbildungsformen des Chlorophyllapparates nebeneinander in demselben Sporogon sich finden und auf einen Chromatophor zurückführen lassen, so kommt damit bei den Chromatophoren von Anthoceros in auffälliger Weise die Fähigkeit der lebenden Substanz zum Ausdruck, „nacheinander verschiedene Formen und Eigenschaften anzunehmen, sich geänderten Ansprüchen durch tiefgreifende Metamorphosen anzupassen“ (Schimper). Andererseits zeigt die von mir festgestellte, außerordentlich große Variabilität der Chromatophorenzahl in den Sporogonzellen der beiden untersuchten Anthoceros-Arten (A. Husnoti und punctatus), daß die von Němec (1910, pag. 372) auf Grund seiner Befunde am Sporophyten von Anthoceros punctatus — dessen Zellen je zwei Chloroplasten besitzen sollen — behauptete „äußere Analogie mit den

Chromosomen“ nicht besteht, ebensowenig als ein Zahlengesetz der Chromatophoren.

In der Vielgestaltigkeit des Chlorophyllapparates von Anthoceros macht sich auf das deutlichste die Neigung zu einer Zersplitterung des Einzelchromatophors geltend und zwar als eine direkte Folge der Gewebedifferenzierung im Sporophyten, der gegenüber dem histologisch wenig oder gar nicht differenzierten Gametophyten eine ausgesprochene höhere Organisation aufweist. Wir haben hier einen hübschen Fall, wo im Verlauf der individuellen Entwicklung mit der fortschreitenden inneren und äußeren Differenzierung, in den einzelnen Zellen auch die Zersplitterung des ursprünglich einheitlichen Chromatophors vor sich geht. Es besteht kein Zweifel, daß in der phylogenetischen Entwicklung des Chromatophorensystems die höhere vegetative Differenzierung mit der Ausbildung des Chlorophyllapparates im Zusammenhang steht.

Indessen zeigten mir einige Beobachtungen bei Zygnema, wo innerhalb morphologisch gleichwertiger Zellen eine Chromatophorenvermehrung stattfinden kann, daß vielleicht auch rein ökologische Momente als die Ausbildungsformen des Chlorophyllapparates bedingende Faktoren in Betracht kommen können.

Für die Zellen von Zygnema ist charakteristisch der Besitz sternförmiger Chromatophoren, die quer in der Zelle ausgespannt sind (Fig. 73 rechts). Der Kern liegt in der die beiden Chromatophoren verbindenden Plasmabrücke. Die Fortsätze der Chloroplasten, welche die Sternform bedingen, sind bald in einer Ebene ausgebreitet (Fig. 73, 75), bald strecken sie sich nach allen Richtungen des Raumes (Fig. 72, 79 usw.). Wie verhalten sich nun diese Chromatophoren und ihre Pyrenoide bei der Zellteilung? Es kommen zwei Fälle vor. Im einen Fall erhält jede Tochterzelle einen Chromatophor (Fig. 72), der sich sofort teilt, nachdem eine Teilung des Pyrenoids vorausgegangen ist (Fig. 73 u. 74). Die beiden Tochterchloroplasten nehmen wieder die gewöhnliche Lage ein (Fig. 73) oder aber sie stellen sich zu beiden Seiten der Längsachse des Algenfadens auf (Fig. 74 unten). Im zweiten Fall folgt schon in der Mutterzelle auf die Pyrenoidenteilung (Fig. 75) eine Vermehrung der Chromatophorenzahl auf vier (Fig. 76), so daß die Tochterzellen von Anfang an im Besitze von zwei Chloroplasten sind.

Von dieser Vermehrung der Chromatophoren in einer sich zur Teilung anschickenden Zelle ist aber die Chromatophorenzersplitterung in ruhenden Zellen (Fig. 77—80) streng auseinander-

zuhalten. Die beiden Erscheinungen können leicht erkannt werden, da innerhalb eines Fadens alle der Teilung nahestehenden Zellen ungefähr gleich lang sind. Die in Fig. 76, 77 u. 79 dargestellten Zellen gehörten dem gleichen Faden an; die Zellen in Fig. 77, welche je vier Chromatophoren aufweisen und die Zelle in Fig. 79, die fünf Chromatophoren besitzt, können also erst gebildet worden sein. Übrigens dürfte in fünf die Maximalzahl der Chloroplasten nicht erreicht sein. Anhaltspunkte für eine weitergehende Zersplitterung liegen in Fig. 79 vor, wo in zwei Chromatophoren die Pyrenoidenteilungen schon stattgefunden haben, die Teilung des Chloroplasten aber noch nicht nachgefolgt ist. Das Maximum der in der ruhenden Zygnemazelle durch Zersplitterung gebildeten Chloroplasten ist also mit der Zahl 7 nicht zu hoch gegriffen. Solche mit vermehrter Chromatophorenzahl ausgestattete Zellen waren in meiner Kultur sehr häufig. In Fig. 77 habe ich nur zwei von 22 aufeinanderfolgenden Zellen gezeichnet, die alle vier Chloroplasten enthielten.

Die Ursachen für diese Steigerung der Chromatophorenzahl waren wahrscheinlich ökologischer Natur. Die Alge wurde nämlich aus den denkbar ungünstigsten Bedingungen — vom gefrorenen und fast völlig ausgetrockneten Grunde eines Grabens — in das warme Laboratorium gebracht und blieb hier zufällig während mehrerer Stunden der direkten Besonnung ausgesetzt. Leider hatte ich die Alge nicht sofort nach dem Einsammeln mikroskopisch untersucht, und als ich mir noch mehr Material holen wollte, war der Algenrasen infolge des in der Zwischenzeit eingetretenen Regenfalls verschwunden. Ich konnte also nicht entscheiden, ob die plötzliche Veränderung der Lebensbedingungen oder die früheren ungünstigen Lebensverhältnisse allein schon die Chromatophorenvermehrung herbeigeführt hatten. Die Kenntnis der äußeren Ursachen vermöchte übrigens an der Tatsache nichts zu ändern, daß schon in Algenzellen mit sonst konstanter Chromatophorenzahl eine Steigerung derselben erfolgen kann und zwar ohne den geringsten Zusammenhang mit einer vegetativen Differenzierung.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1. Die Chromatophoren von Anthoceros[1]) bleiben während der ganzen Entwicklung des Gameto- und

1) Wenn die Gattungsbezeichnung Anthoceros gebraucht wird, so sind damit selbstverständlich nur die beiden von mir untersuchten Arten gemeint.

Sporophyten als morphologische Individualitäten erhalten; ihre Vermehrung geschieht ausschließlich durch Teilung.

2. Eizelle und Sporen von Anthoceros enthalten auf jedem Stadium ihrer Entwicklung einen wohl ausgebildeten Chromatophor; den männlichen Geschlechtszellen dagegen gehen von ihrer ersten Anlage an die Chromatophoren ganz ab; die Spermatogonien werden wahrscheinlich als chromatophorenfreie Zellen angelegt.

3. Anthoceros ist der erste Vertreter der Lebermoose, bei welchem Chondriosomen konstatiert werden konnten.

4. Eine Rolle als Chromatophorenbildner kommt den Chondriosomen von Anthoceros nicht zu; sie lassen überhaupt während der ganzen Ontogenese keine morphologischen Beziehungen zu den Chromatophoren erkennen und sind auch vom Zellkern genetisch unabhängig.

5. Eine Bedeutung in dem Sinne, daß sie durch progressive Metamorphose oder sekretorische Tätigkeit bei der Entwicklung verschiedener Zellbestandteile sich aktiv beteiligen, geht den Chondriosomen von Anthoceros vollkommen ab. Dagegen läßt vielleicht die Anhäufung und spezielle Ausbildung der Chondriosomen an Stellen regen Stoffwechsels — in den Zellen des Sporogonfußes, den diesen benachbarten oder in der Umgebung der Nostoc-Kolonien gelegenen Thalluszellen, den Sporenmutterzellen usw. — eine ernährungsphysiologische Deutung zu.

6. Die Chondriosomen von Anthoceros bleiben während der Mitose erhalten; indessen sind Andeutungen einer mit der Kernteilung synchronischen Chondriosomenteilung nicht vorhanden.

7. Eine Vermehrung durch Teilung ließ sich an den Chondriosomen von Anthoceros nicht beobachten; sie stellen keinen permanenten Zellbestandteil dar.

8. Essigsäure setzt die Tingierbarkeit der Chondriosomen herab, was die Folge einer teilweisen Lösung der Chondriosomensubstanz oder aber eine chemische Umwandlung derselben sein kann.

9. Bei Anwendung der Benda'schen Methodik zur Darstellung der Chondriosomen von Anthoceros kann die Postchromierung wegfallen; ebenso ist eine Behandlung mit starkem Flemming'schen Ge-

misch nach vorangegangener Härtung durch Formol-Chromsäure (Lewitsky) überflüssig.

10. Das Vorkommen amöboider Formveränderungen beweist den flüssigen Aggregatzustand der Chromatophoren von Anthoceros.

11. Die nackten Pyrenoide der Chromatophoren von Anthoceros Husnoti und punctatus sind substantiell von den Zellkernen verschieden. Sie bestehen aus einer wechselnden Zahl getrennter Körner, so daß die Chromatophoren dieser beiden Arten vielleicht als Übergangsformen aufzufassen sind zwischen den, einheitliche Pyrenoiden haltenden Chloroplasten und pyrenoidfreien Chromatophoren anderer Anthoceros-Arten.

12. Die Zellen des Sporophyten von Anthoceros sind ausgezeichnet durch eine große Mannigfaltigkeit in der Ausbildung des Chlorophyllapparates, wobei sich auf das deutlichste die Neigung zu einer Zersplitterung des Einzelchromatophors geltend macht.

Verzeichnis der berücksichtigten Literatur.

Altmann, R., Die Elementarorganismen. 2. Aufl. Leipzig, 1894.

Arnoldi, W. et Bönicke, L., Sur l'appareil chromidial chez quelques plantes Gymnospermes et Angiospermes. Biol. Arb. til. Eug. Warming paa hans 70 aars Fødselsdag, pag. 193—201. Kopenhagen, 1911.

de Bary, A., Zur Systematik der Thallophyten. Botan. Ztg., 1881, 39. Jahrg., pag. 1.

Beer, R., On the development of the pollen grain and anther of some Onagraceae. Beihefte z. botan. Zentralbl., 1906, Bd. XIX, pag. 303—305.

Belzung, E., Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle. Ann. sc. nat. Bot., 1887, Tome V, VII. Serie, pag. 179—300.

Ders., Nouvelles recherches sur l'origine des grains d'amidon et des grains chlorophylliens. Ann. sc. nat. Bot., 1891, Tome XIII, VII. Serie, pag. 1—20.

Benda, C., Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugetierspermatozoen. Verhandl. d. phys. Ges. Berlin, 1897, Jahrg. 1896/97.

Ders., Weitere Mitteilungen über die Mitochondria. Verhandl. d. phys. Ges. Berlin, 1899, Jahrg. 1898/99.

Ders., Weitere Beobachtungen über die Mitochondria und ihr Verhältnis zu Sekretgranulationen usw. Verhandl. d. phys. Ges. Berlin, 1899, Jahrg. 1899/1900.

Benda, C., Die Mitochondriafärbung und andere Methoden zur Untersuchung der Zellsubstanzen. Verhandl. d. anat. Ges. Bonn, 1901.

Ders., Die Mitochondria. Ergebn. d. Anat. u. Entw., 1903, Bd. XII.

Ders., Färbung der Mitochondria. Enzyklopädie der mikroskopischen Technik, 1910, Bd. II, pag. 196—199.

Bonaventura, C., Intorno ai mitocondri nelle cellule vegetali. Bull. della Soc. bot. ital., 1912, pag. 156—165.

Bredow, H., Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot., 1891, Bd. XII, pag. 349—414.

Campbell, D. G., Studies on some Javanese Anthocerotaceae. Ann. of Botany, 1907, Vol. XXI, pag. 467—484.

Chmielewsky, M. W. F., Eine Notiz über das Verhalten der Chlorophyllbänder in den Zygoten der Spirogyra-Arten. Bot. Ztg., 1890, 48. Jahrg.

Davis, B. M., The spore-mother-cell of Anthoceros. Bot. Gaz., 1899, Vol. XXVIII, pag. 90—107.

v. Derschau, M., Über Analogien pflanzlicher und tierischer Zellstrukturen. Beihefte z. bot. Zentralbl., 1907, Bd. XXII, pag. 175.

Ders., Beziehungen zwischen Zellkern und Pyrenoiden bei den Chlorophyceen. (Vorl. Mitteil.) Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1909, Bd. XXVII, pag. 99—100.

Duesberg, J., Sur l'existence de mitochondries dans l'oeuf et l'embryon d'Apis mellifica. Anat. Anzeiger, 1908, Bd. XXXII, pag. 261—265.

Ders., Les chondriosomes des cellules embryonnaires du poulet et leur rôle dans la genèse des myofibrilles, avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées. Arch. f. Zellforschung, 1910, Bd. IV, pag. 602—663.

Ders., Sur la continuité des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires. Anat. Anzeiger, 1910, Bd. XXXV, pag. 548—553.

Ders., Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales. Arch. f. Zellforschung, 1911, Bd. VI, pag. 40—132.

Duesberg, J. et Hoven, H., Observations sur la structure du protoplasme des cellules végétales. Anat. Anzeiger, 1910, Bd. XXXVI, pag. 96—100.

Eberdt, O., Beiträge zur Entstehungsgeschichte der Stärke. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1891, Bd. XXII, pag. 293—345.

Famintzin, A., Über Chlorophyllkörner der Samen und Keimlinge. Bull. de l'Acad. imp. d. Sc. de St. Pétersbourg, 1893, Tome XXXVI, neue Serie IV, pag. 75—84.

Ders. (1912), I, Beitrag zur Kenntnis von Bryopsis muscosa Lam. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXX, pag. 431—434.

Ders. (1912), II, Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. Bull. de l'Acad. imp. d. Sc. de St. Pétersbourg. Russisch. (Autorreferat: Bot. Zentralbl., 1912, Bd. CXIX, pag. 467—468.)

Ders. (1912), III, Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXX, pag. 435—442.

Fauré-Fremiet, E., Le Glaucoma piriformis et l'organisation de la substance vivante. Compt. rend. de l'Assoc. d'Anat., Bordeaux, 1906.

Fischer, A., Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena, 1899.

Flemming, W., Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig, 1882.

Forenbacher, A., Die Chondriosomen als Chromatophorenbildner. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1911, Bd. XXIX, pag. 648—660.

Giglio-Tos, E. e Granata, L., I mitocondri nelle cellule seminali maschili di Pamphagus marmoratus. Biologica, 1908, Vol. II.

Goebel, K., Organographie der Pflanzen. Jena, 1898.

Goldschmidt, R., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. (Vorl. Mitteil.) Biolog. Zentralbl., 1904, Bd. XXIV, pag. 241—251.

Ders., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., 1904, Bd. XXI, pag. 41—134.

Gris, A., Recherches microscopiques sur la chlorophylle. Ann. sc. nat. Bot., 1857, IV. Serie, Tome VII, pag. 179—213.

Guilliermond, A. (1911), I, Sur les mitochondries des cellules végétales. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLIII, pag. 199—201.

Ders. (1911), II, Sur la formation des chloroleucites aux dépens des mitochondries. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLIII, pag. 290—292.

Ders. (1911), III, Sur l'origine des leucoplastes et sur les processus cytologiques de l'élaboration de l'amidon dans le tubercule de pomme de terre. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLIII, pag. 1492—1494.

Ders. (1912), I, Nouvelles remarques sur l'origine des chloroleucites. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXII, pag. 86—89.

Ders. (1912), II, Sur les leucoplastes de Phajus grandiflorus et leur identification avec les mitochondries. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLIV, pag. 286—289.

Ders. (1912), III, Quelques remarques nouvelles sur le mode de formation de l'amidon dans la cellule végétale. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXII, pag. 276—279.

Ders. (1912), IV, Sur le mode de formation des chloroleucites dans le bourgeons des plantes adultes. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXII, pag. 459—462.

Ders. (1912), V, Sur les mitochondries des organes sexuels des végétaux. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLIV, pag. 888—891.

Ders. (1912), VI, Mitochondries et plastes végétaux. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXIII, pag. 7—10.

Ders. (1912), VII, Sur les différents modes de la formation des leucoplastes. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXIII, pag. 110—112.

Ders. (1912), VIII, Sur le mode de formation du pigment dans la racine de Carotte. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLV, pag. 411—414.

Ders. (1913), I, Nouvelles observations sur le chondriome des champignons. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLVI, pag. 1781—1784.

Ders. (1913), II, Sur la formation de l'anthocyane au sein des mitochondries. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLVI, pag. 1924—1926.

Guilliermond, A. (1913), III, Sur le rôle du chondriome dans l'élaboration des produits de réserve des champignons. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLVII, pag. 63—65.

Ders. (1913), IV, Sur l'étude vitale du chondriome de l'épiderme des pétales d'Iris germanica et de son évolution en leuco- et chromoplastes. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXIV, pag. 1280—1283.

Ders. (1913), V, Sur la signification du chromatophore des Algues. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXV, pag. 85—87.

Ders. (1913), VI, Sur la participation du chondriome des champignons dans l'élaboration des corpuscules métachromatiques. Anat. Anzeiger, Bd. XLIV, pag. 337—342.

Ders. (1913), VII, Nouvelles remarques sur la signification des plastes de W. Schimper par rapport aux mitochondries actuelles. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXV, pag. 437—440.

Ders. (1913), VIII, Nouvelles recherches cytologiques sur la formation des pigments anthocyaniques. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., Paris, Tome CLVII, pag. 1000—1002.

Ders. (1913), IX, Quelques remarques nouvelles sur la formation des pigments anthocyaniques au sein des mitochondries. A propos d'une note récente de M. Pensa. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXV, pag. 478—481.

Ders. (1913), X, Nouvelles observations sur le chondriome de l'asque de Pustularia vesiculosa. Evolution du chondriome pendant les mitoses et la formation des spores. Compt. rend. de la Soc. de Biol., Paris, Tome LXXV, pag. 646—649.

Haberlandt, G., Über die Entstehung der Chlorophyllkörner in den Keimblättern von Phasaeolus vulgaris. Bot. Ztg., 1877, 35. Jahrg., pag. 376.

Ders., Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen, pag. 120. Jena, 1887.

Ders., Die Chlorophyllkörper der Selaginellen. Flora, 1888, 71. Jahrg., pag. 291—307.

Ders., Physiologische Pflanzenanatomie, pag. 240—253. 4. Aufl. Leipzig, 1909.

Heidenhain, M., Noch einmal über die Darstellung der Zentralkörper durch Eisenhämatoxylin nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Hämatoxylinfarben. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk., 1896, Bd. XIII, pag. 186—199.

Ders., Plasma und Zelle. I. Lieferung, pag. 410—421. Jena, 1907.

Ders., Plasma und Zelle. II. Lieferung, pag. 1079—1093. Jena, 1911.

van Hook, J. M., Notes on the division of the cell and nucleus in liverworts. Bot. Gaz., 1900, Vol. XXX, pag. 394—398.

v. Janczewski, E., Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Archegoniums. Bot. Ztg., 1872, 30. Jahrg., pag. 413—417.

Janssens, F. A. et van de Putte, E., Le chondriosome dans les asques de „Pustularia vesiculosa". La Cellule, 1913, Tome XXVIII, pag. 448—450.

Janssens, F. A. et Helsmortel, J., Le chondriosome dans les Saccharomycètes. La Cellule, 1913, Tome XXVIII, pag. 451—452.

Küster, E., Über amöboide Formveränderungen der Chromatophoren höherer Pflanzen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1911, Bd. XXIX, pag. 362—369.

Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose. 5. Heft: Die Anthoceroteen, pag. 1—29. Graz, 1879.

Lewitsky, G., Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1910, Bd. XXVIII, pag. 538—546.

Ders. (1911), I, Vergleichende Untersuchung über die Chondriosomen in lebenden und fixierten Pflanzenzellen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXIX, pag. 685—696.

Ders. (1911), II, Die Chloroplastenanlagen in lebenden und fixierten Zellen von Elodea canadensis Rich. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXIX, pag. 697—703.

Ders., Die Chondriosomen als Sekretbildner bei Pilzen. (Vorl. Mitteil.) Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1913, Bd. XXXI, pag. 517—527.

Löwschin, A. M., „Myelinformen“ und Chondriosomen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1913, Bd. XXXI, pag. 203—209.

Lundegård, H., Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Über Protoplasmastrukturen in den Wurzelmeristemzellen von Vicia Faba. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot., 1910, Bd. XLVIII, pag. 285—368.

Mereschkowsky, C., Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. Biol. Zentralbl., 1905, Bd. XXV, pag. 593—604.

Ders., Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenesis, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. Biol. Zentralbl., 1910, Bd. XXX, pag. 322—325.

Meves, Fr., Über das Vorkommen von Mitochondrien bezw. Chondriomiten in Pflanzenzellen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1904, Bd. XXII, pag. 284—286.

Ders. (1907), I, Über Mitochondrien bezw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anzeiger, Bd. XXXI.

Ders. (1907), II, Die Chondriokonten in ihrem Verhältnis zur Filarmasse Flemming's. Anat. Anzeiger, Bd. XXXI.

Ders., Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Zytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., 1908, Bd. LXXII.

Ders., Über Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes, sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., 1910, Bd. LXXV.

Ders., Zur Einigung zwischen Faden- und Granulalehre des Protoplasmas. Beobachtungen an weißen Blutzellen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., 1910, Bd. LXXV.

Ders., Über Aussaat männlicher Mitochondrien im Ei bei der Befruchtung. Anat. Anzeiger, 1910, Bd. XXXVI.

Ders., Über die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eis von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw., 1911, Bd. LXXVI.

Meyer, A. (1883), I, Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung, pag. 1—85. Leipzig.

Ders. (1883), II, Über Krystalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Bot. Ztg., 41. Jahrg., pag. 492—494.

Meyer, A., Erstes mikroskopisches Praktikum, pag. 22. Jena, 1907.

Ders., Bemerkungen zu G. Lewitsky: Über die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1911, Bd. XXIX, pag. 158—160.

Mikosch, C., Über Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Teilung. Österr. bot. Zeitschr., 1877, 27. Jahrg., p. 41—45.

Ders., Untersuchungen über die Entstehung der Chlorophyllkörner. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Wien, 1879, Bd. LXXVIII, I. Abt., pag. 265 bis 268.

Ders., Über die Entstehung der Chlorophyllkörner. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Wien, 1886, Bd. XCII, I. Abt., pag. 168—195.

Miller, E. C., The origin of the chloroplasts in the cotyledons of Helianthus annuus. Bot. Gaz., 1911, Vol. LI, pag. 378—383.

Moeves, F., Chondriosomen bei Pflanzen. (Referat.) Naturwiss. Wochenschr., 1913, Bd. XII, pag. 425—426.

Müller, K., Die Lebermoose in L. Rabenhorst's Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, Bd. VI, pag. 8—124. Leipzig, 1906.

Němec, B., Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen, pag. 371—377. Berlin, 1910.

Nicolosi-Roncati, F., Formazioni mitocondriali negli elementi sessuali maschili dell' Helleborus foetidus L. Rendic. dell' Accad. delle sc. fis. e mat., Napoli, 1910, Vol. XIV, pag. 109—116.

Ders. (1912), I, Formazioni endocellulari nelle Rodoficee. Bull. della Soc. bot. ital., pag. 59—62.

Ders. (1912), II, Genesi dei cromatofori nelle Fucoidee. Bull. della Soc. bot. ital., pag. 144—149.

Ormann, E., Recherches sur les différenciations cytoplasmiques (ergastoplasme et chondriosomes) dans les végétaux. I. Le Sac embryonnaire des Liliacées. La Cellule, 1913, Tome XXVIII, pag. 365—431.

Pensa, A., Alcune formazioni endocellulari dei vegetali. Anat. Anzeiger, 1910, Bd. XXXVII, pag. 325—333.

Ders., Ancora di alcune formazioni endocellulari dei vegetali. Anat. Anzeiger, 1911, Bd. XXXIX, pag. 520.

Ders., Osservazioni di morfologia e biologia cellulare nei vegetali (mitocondri, cloroplasti). Arch. f. Zellforschung, 1912, Bd. VIII, pag. 612—655.

Ders., Condriosomi e pigmento antocianico nelle cellule vegetali. Anat. Anzeiger, 1913, Bd. XLV, pag. 81—89.

Pfeffer, W., Untersuchungen über die Proteinkörner und die Bedeutung des Asparagins beim Keimen der Samen. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot., 1872, Bd. VIII, pag. 527—530.

Provazek, S., Flagellatenstudien. Arch. f. Protistenk., 1903, Bd. II.

Rudolph, K., Chondriosomen und Chromatophoren. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1912, Bd. XXX, pag. 605—627.

Sachs, J., Übersicht der Ergebnisse der neueren Untersuchungen über das Chlorophyll. Flora, 1862, pag. 167.

Sapĕhin, A. A., Über das Verhalten der Plastiden im sporogenen Gewebe. (Vorl. Mitteil.) Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1911, Bd. XXIX, pag. 491—496.

Ders. (1913), I, Untersuchungen über die Individualität der Plastide. (Vorl. Mitteil.) Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXXI, pag. 14—16.

Ders. (1913), II, Ein Beweis der Individualität der Plastide. (Vorl. Mitteil.) Ber. d. Deutsch. bot. Ges., Bd. XXXI, Heft 7, pag. 321—323.

Ders. (1913), III, Untersuchungen über die Individualität der Plastide. Odessa. (Russisch.)

Schaxel, J., Plasmastrukturen, Chondriosomen und Chromidien. Anat. Anzeiger, 1911, Bd. XXXIX, pag. 237—253.

Scherrer, A., Die Chromatophoren und Chondriosomen von Anthoceros. (Vorl. Mitteil.) Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1913, Bd. XXXI, 8. Heft, pag. 493 bis 499.

Schiffner, V., Anthocerotaceae in Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1909, I. Teil, 3. Abt., I. Hälfte, pag. 135—140.

Schiller, J., Über die Entstehung der Plastiden aus dem Zellkern. (Vorl. Mitteil.) Österr. bot. Zeitschr., 1909, 59. Jahrg., pag. 89—91.

Schimper, A. F. W., Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner. Bot. Zeitung, 1880, 38. Jahrg., pag. 880—899.

Ders., Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Zeitung, 1883, 41. Jahrg., pag. 105.

Ders., Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1885, Bd. XVI, pag. 1—247.

Ders., Sur l'amidon et les leucites. Ann. sc. nat. Bot., 1887, Vol. VI, VII. Serie, pag. 75—89.

Schmidt, E. W., Pflanzliche Mitochondrien. (Sammelreferat.) Progr. rei botan., 1912, Bd. IV, pag. 163—181.

Ders., Neuere Arbeiten über pflanzliche Mitochondrien. (Referat.) Zeitschr. f. Bot., 1912, 4. Jahrg., pag. 707—713.

Schmitz, F., Die Chromatophoren der Algen. Bonn, 1882, pag. 1—176.

Schniewind-Thies, J., Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien. Jena, 1897.

v. Smirnow, A. E., Über die Mitochondrien und den Golgi'schen Bildungen analoge Strukturen in einigen Zellen von Hyacinthus orientalis. Anat. Hefte, 1906, Bd. XXXII, I. Abt., pag. 145—153.

Stauffacher, H., Über Chlorophyllkörner und Erythrocyten. Verhandl. d. schweiz. naturf. Ges., 1910, 93. Jahresvers., Bd. I, pag. 269—272.

Tischler, G., Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1906, Bd. XLII, p. 567—574.

Tröndle, A., Über die Kopulation und Keimung von Spirogyra. Bot. Zeitung, 1907, 65. Jahrg., Abt. I, pag. 195.

Vouk, V., Die Chondriosomenlehre als ein Problem der pflanzlichen Zellforschung. (Referat.) Die Naturwissenschaften, 1913, Bd. I, p. 578—580.

Waldner, M., Die Entwicklung des Antheridiums von Anthoceros. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch., Wien, 1877, Bd. LXXV, I. Abt., pag. 81—94.

Wilke, G., Über Verhalten und Herkunft der Mitochondrien. (Referat.) Naturw. Wochenschr., 1913, Bd. XXVIII, pag. 145—154.
Zacharias, E., Über die chemische Beschaffenheit des Zellkerns. Bot. Zeitung, 1881, 39. Jahrg. pag. 169—176.
Zimmermann, A., Die botanische Mikrotecknik. Tübingen, 1892.

Figurenerklärungen der Tafeln I—III.

Tafel I.

Anthoceros Husnoti.

Sämtliche Figuren dieser Tafel sind mit Zeiss Hom.-Imm. $\frac{1}{12}$", n. A. 1,3 und Comp.-Ok. IV, bei einer Tubuslänge von 170 mm gezeichnet worden. Vergr. 800:1. Fixierung und Färbung nach Benda.

Die Bezeichnungen bedeuten: *Chr* Chromatophor, *P* Pyrenoid, *chk* Chondriokonten, *n* Zellkern, *Nz* Nostoc-Zellen.

Fig. 1—3. Scheitelzellen im vertikalen Längsschnitt. Chromatophor in Ruhe, während und nach der Teilung.

Fig. 4. Junge Thalluszelle mit Chromatophor, Chondriosomen und Kern.

Fig. 5 u. 6. Thalluszellen aus unmittelbarer Nähe des Sporogonfußes. In der einen Zelle ist der Chromatophor in Ruhe, in der anderen im Begriff sich zu teilen. Beide Zellen enthalten die Chondriosomen in Form zahlreicher großer Chondriokonten.

Fig. 7. Einzelne Chondriokonten. Besonders große Formen aus verschiedenen, dem Sporogonfuß benachbarten Zellen.

Fig. 8. Zwei Zellen aus dem Fuß eines vollständig differenzierten Sporogons. In jeder Zelle: Kern, Chromatophor und Chondriosomen.

Fig. 9—11. Thalluszellen, an eine Nostoc-Kolonie angrenzend. Chondriosomen bald als feinere (Fig. 9), bald als derbe, lange (Fig. 10 u. 11) Chondriokonten ausgebildet.

Fig. 12. Zwei Antheridiumzellen mit Kern, Chromatophor und Chondriosomen. Antheridiumhöhlung nicht gezeichnet.

Fig. 13. Zwei Antheridiumzellen; in der einen sind Kern, Chromatophor und Chondriosomen sichtbar. Die beiden Zellen sind mit dem umgebenden Thallusgewebe gezeichnet.

Fig. 14. Junges, sekundäres Antheridium, das durch Sprossung aus dem Stiel eines älteren Antheridiums entstanden ist. Großer Chromatophor, Chondriosomen und Kern.

Fig. 15. Spermatogene Zellen mit Kernen und Chondriosomen.

Fig. 16 u. 17. Wandzellen zweier fast reifer Antheridien.

Fig. 18. Stielzelle eines älteren Antheridiums.

Fig. 19. Zentralzelle eines Archegoniums. Außer dem Kern und dem pyrenoidführenden Chromatophor im Plasma zahlreiche Chondriosomen.

Fig. 20. Peripherer Schnitt durch die in Fig. 19 dargestellte Zentralzelle. Neben den Chondriosomen intensiv gefärbte, ringförmige Körperchen.

Fig. 21. Fertig entwickeltes Archegonium. Eizelle und Bauchkanalzelle mit deutlichem Chromatophor und Chondriosomen.
Fig. 22. Sporenmutterzelle mit halbmondförmigem Chromatophor und schön ausgebildeten Chondriokonten.

Tafel II.

Anthoceros Husnoti, Fig. 25—38 u. 43—46; Anthoceros punctatus, Fig. 23, 24, 39—42 u. 47—49; Zygnema spec., Fig. 50—55; Spirogyra spec., Fig. 56—58; Oedogonium spec., Fig. 59.

Fig. 23—35 sind mit Zeiss Hom.-Imm. $\frac{1}{12}$", n. A. 1,3 und Comp.-Ok. IV, bei einer Tubuslänge von 170 mm gezeichnet worden. Vergr. 800:1. Fixierung und Färbung nach Benda.

Fig. 23. Zelle aus einem noch nicht in Archespor und Columella differenzierten Embryo von Anthoceros punctatus. Großer, um den Kern gekrümmter Chromatophor. Mitochondrien nicht gezeichnet.
Fig. 24. Junge Columellazelle aus einem sich differenzierenden Embryo von Anthoceros punctatus. Gestreckter, strangförmiger Chromatophor.
Fig. 25—35. Sporogenese von Anthocera Husnoti.
Fig. 25—29. Aufeinanderfolgende Stadien der Archesporzellenentwicklung. Es sind in den Zeichnungen nur Kerne und Chromatophoren berücksichtigt worden.
Fig. 30. Ursporenmutterzelle mit 2 Tochterchromatophoren.
Fig. 31 u. 32. Sporenmutterzellen, die eine mit ruhendem, die andere mit sich teilendem Chromatophor.
Fig. 33. Sporenmutterzelle mit 2 großen Tochterchromatophoren, deren Stroma infolge intensiver Stärkebildung nur noch als schaumiges Gerüstwerk vorhanden ist.
Fig. 34. Sporenmutterzelle mit 4 (wovon nur 3 sichtbar) Tochterchromatophoren. Kern in einem postsynaptischen Stadium der heterotypischen Teilung.
Fig. 35. Sporenzelle mit einem Chromatophor. An seiner Oberfläche zahlreiche ringförmige „Chondriosomen".

Fig. 36—38. Verschiedene Stadien aus der Antheridiumentwicklung von Anthoceros Husnoti. Die Figuren sind mit Zeiss Hom.-Imm. $\frac{1}{12}$", n. A. 1,3 und Comp.-Ok. VIII, bei einer Tubuslänge von 170 mm gezeichnet worden. Vergr. 1300:1. Fixierung und Färbung nach Benda.

Fig. 36. Junges Antheridium, dessen apikaler, fertiler Teil aus 8 (in der Zeichnung nur 4) Chromatophoren führenden Zellen besteht.
Fig. 37. Etwas älteres Antheridium nach Anlage der Wandzellen. Diese enthalten allein noch Chromatophoren.
Fig. 38. Spermatogene Zellen in Teilung. Haploide Chromosomenzahl 4.

Fig. 39—42. Teilung der Chromatophoren in Sporogonwandzellen von Anthoceros punctatus. Die Figuren sind mit Objektiv 7 und Comp.-Ok. IV, Tubuslänge 170 mm nach dem Leben gezeichnet worden. Vergr. 500:1.

Fig. 42. Die noch zusammenhängenden Chromatophoren haben pseudopodienartige Fortsätze getrieben.

Fig. 43. Wandzelle eines Sporogons von Anthoceros Husnoti. Der Chromatophorenteilung folgt die Teilung des Kerns nach. Diploide Chromosomenzahl 8. — Gezeichnet mit Zeiss Hom.-Imm. $\frac{1}{12}$", n. A. 1,3 und Comp.-Ok. VIII, Tubuslänge 170 mm. Vergr. 1300 : 1. Fixierung und Färbung nach Benda.

Fig. 44—46. Teilung der Chromatophoren und Pyrenoide in vegetativen Zellen von Anthoceros Husnoti. Vergr. 1300 : 1. Fixierung und Färbung nach Benda.

Fig. 44. Chromatophor mit ruhendem Pyrenoid.

Fig. 45. Stark eingeschnürter Chromatophor. Gleichmäßige Verteilung der Pyrenoidkörner auf die Tochterchromatophoren.

Fig. 46. Geteilte Chromatophoren. Die Pyrenoidkörner beginnen sich zu sammeln, sind aber noch in exzentrischer Lage.

Fig. 47—49. Teilung der Pyrenoide in den Chromatophoren von Anthoceros punctatus. Vergr. 1300 : 1. Fixierung absol. Alkohol; Färbung Ehrlich-Biondi.

Fig. 47. Ruhendes Pyrenoid.

Fig. 48. Teilung eines Pyrenoids. Die Pyrenoidkörner bleiben im Verbande.

Fig. 49. Vollendete Pyrenoidteilung.

Fig. 50—55. Zygnema spec. Gezeichnet mit Zeiss Hom.-Imm. $\frac{1}{12}$", n. A. 1,3 und Comp.-Ok. VIII, bei einer Tubuslänge von 170 mm. Vergr. 1300 : 1. Fixierung 70%iger Alkohol; Färbung Ehrlich-Biondi.

Fig. 50. Ruhendes, „kristalloides" Pyrenoid.

Fig. 51—53. Aufeinanderfolgende Stadien der Pyrenoidenteilungen.

Fig. 54 u. 55. Inäquale Pyrenoidenteilungen.

Fig. 56—58. Ruhende, „kristalloide" und sich teilende Pyrenoide von Spirogyra spec. Vergr. 1300 : 1. Fixierung 80%iger Alkohol; Färbung Ehrlich-Biondi.

Fig. 59. Teilung eines Pyrenoids von Oedogonium spec. Vergr. 1300 : 1. Fixierung 70%iger Alkohol; Färbung Ehrlich-Biondi.

Tafel III.

Anthoceros punctatus, Fig. 60—67; A. Husnoti, Fig. 68—71; Zygnema spec., Fig. 72—80.

Fig. 60—67. Anthoceros punctatus. Nach dem Leben gezeichnet mit Obj. 7, Comp.-Ok. IV, Tubuslänge 170 mm. Vergr. 500 : 1.

Fig. 60. Stärkereicher Chlorophyllstrang aus einer Columellazelle.

Fig. 61. Columellazelle. Teil einer aus 54 Einzelchloroplasten bestehenden Chlorophyllkette. Einige Chlorophyllkörner mit Stärke.

Fig. 62—65. Verzweigte und unverzweigte Chlorophyllketten in Epidermiszellen.

Fig. 66 u. 67. Elaterenzellen mit 5 und 7 getrennten, stärkehaltigen Chloroplasten.

Fig. 68—71. Anthoceros Husnoti. Die Figuren sind mit Zeiss Hom.-Imm. $\frac{1}{12}$", n. A. 1,3, Comp.-Ok. VIII, Tubuslänge 170 mm gezeichnet worden. Vergr. 1300 : 1. Fixierung und Färbung nach Benda.

Fig. 68. Chlorophyllstrang aus einer Epidermiszelle. Pyrenoidkörner verteilt auf verschiedene Stellen des Chromatophors.

Fig. 69. Chlorophyllkette aus einer Epidermiszelle. Pyrenoidkörner auf die Einzelchloroplasten verteilt.
Fig. 70. Chlorophyllstrang aus einer Columellazelle. Pyrenoidkörner aus dem Verbande gelöst und zerstreut.
Fig. 71. Chlorophyllkette aus einer Columellazelle. Pyrenoidkörner auf die Einzelchloroplasten verteilt.

Fig. 72—80. Zygnema spec. Die Zellen wurden nach dem Leben gezeichnet mit Obj. 7 und Comp.-Ok. IV, Tubuslänge 170 mm. Vergr. 500 : 1.
Fig. 72. Eben geteilte Zelle mit einem sternförmigen Chromatophor und einem Pyrenoid.
Fig. 73. In der Zelle links hat sich das Pyrenoid geteilt; in der Zelle rechts ist der Pyrenoidteilung die Teilung des Chromatophors nachgefolgt, so daß wieder die normale Zweizahl der Chromatophoren vorhanden ist.
Fig. 74. Chromatophor der oberen Zelle mit 2 Pyrenoiden; in der unteren Zelle 2 abnormal gelagerte Tochterchromatophoren.
Fig. 75. Vermehrung der Pyrenoiden in den beiden gestreckten Chromatophoren.
Fig. 76. Jede Zellhälfte enthält einen fast geteilten Chromatophor, so daß sofort nach der Zellteilung, die schon eingesetzt hat, jede Tochterzelle im Besitz von 2 Chloroplasten ist.
Fig. 77—80. Zellen, die im ruhenden Zustand (nicht etwa kurz vor der Teilung) mehr als 2 Chloroplasten aufweisen.


1


2



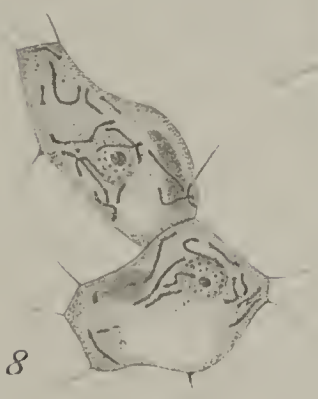
3


7

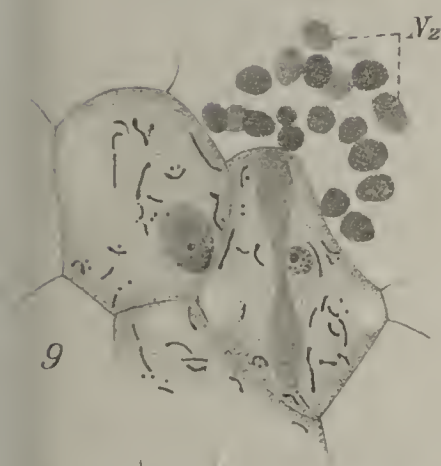

5

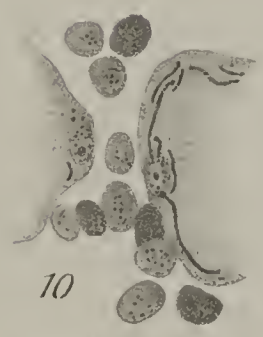

6

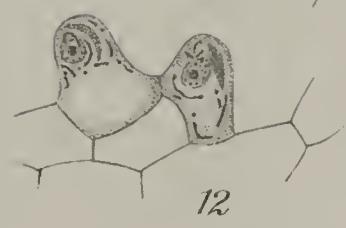

4


8

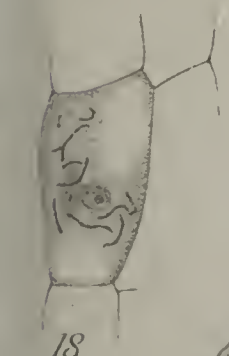

11


9

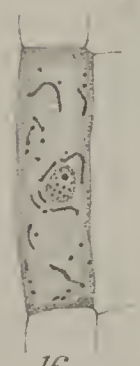

10


12


13

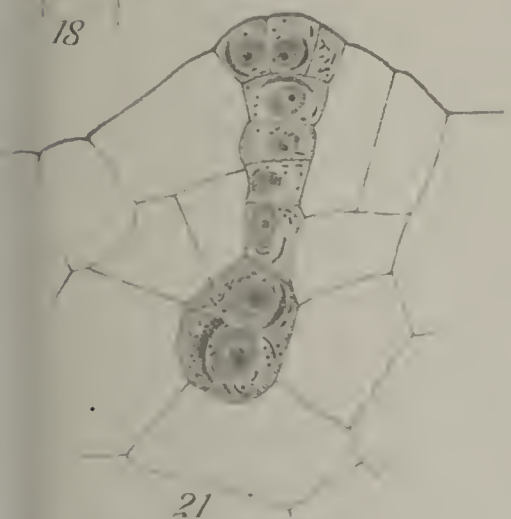

18

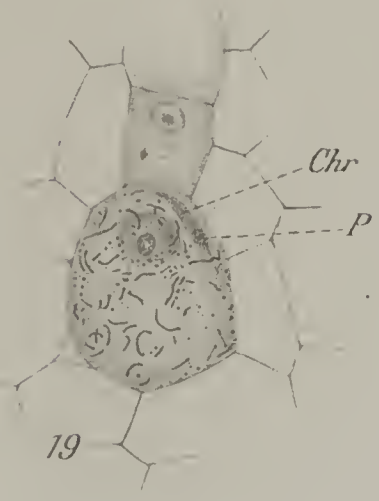

17


16


15


14


21



19



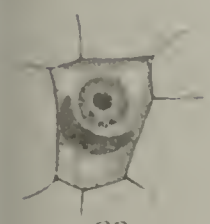
20



22

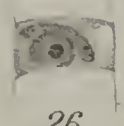
E. Laue, Lith. Inst. Berlin

Verlag von Gustav Fischer in Jena


23

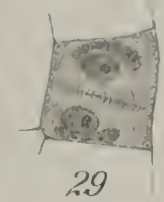

24


25


26


27

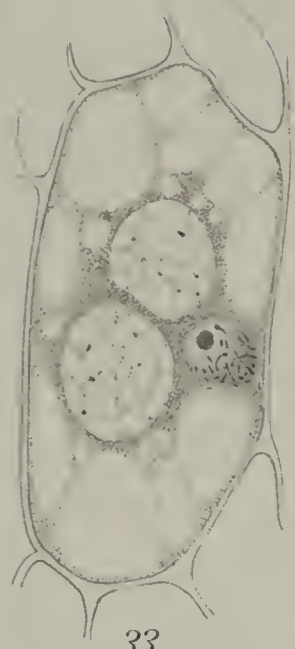

28


29

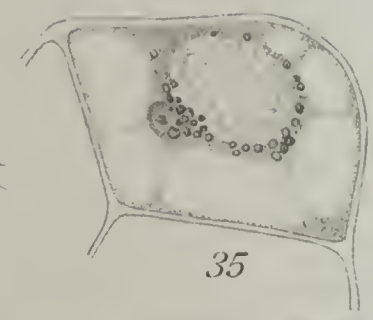

30


31

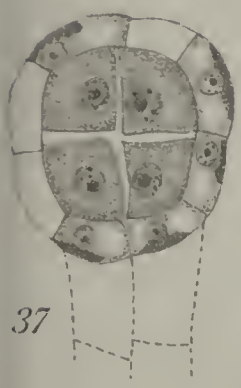

32


33


34


35


36


37

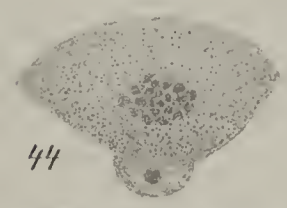
39


40


41

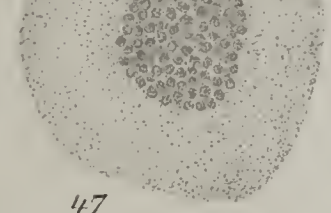

38

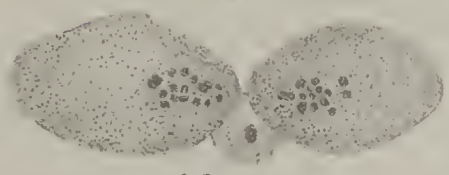

42

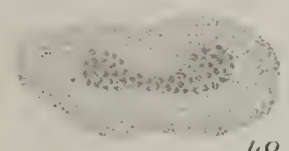

44

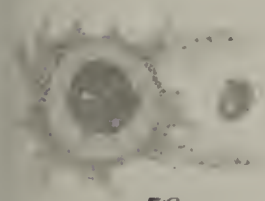

43

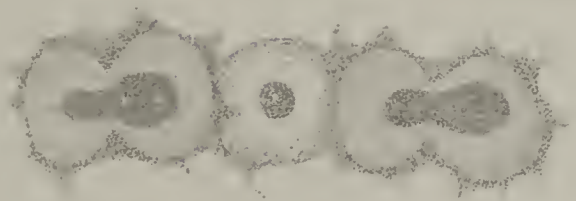

45

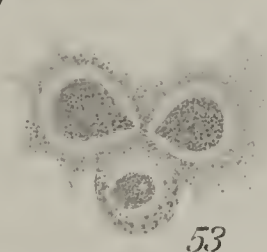

47


46


48

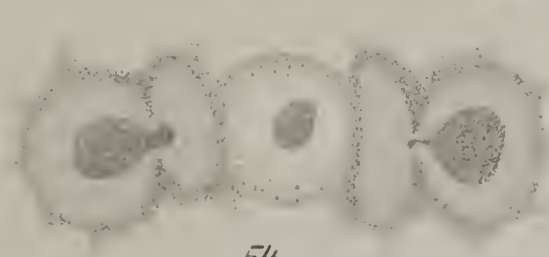

50


51


53


49


52

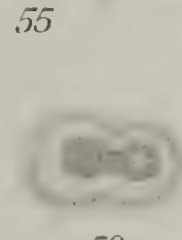

54


55


58


57

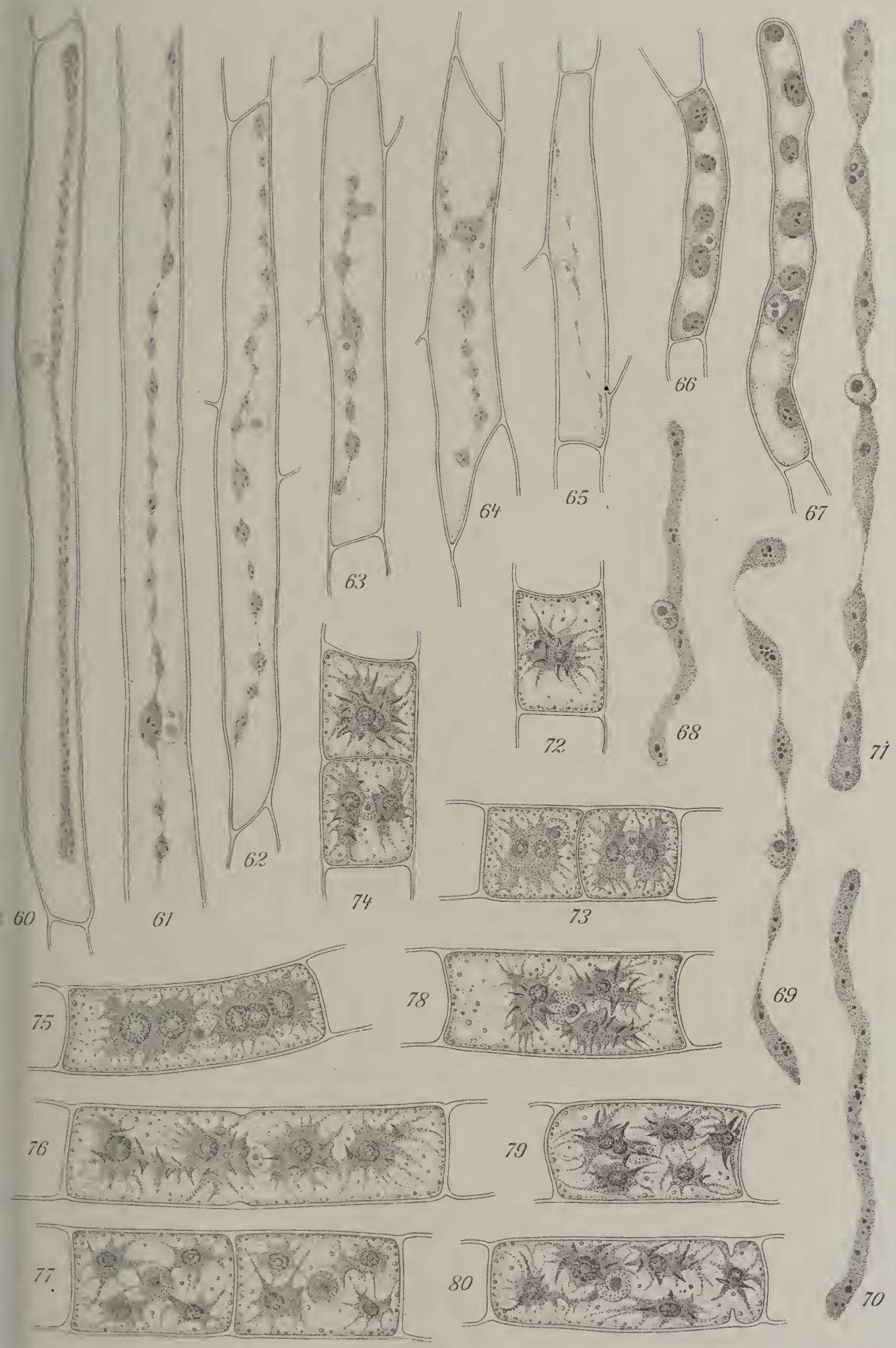

56


59

A. Ida Scherrer del.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin

Verlag von Gustav Fischer in Jena



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin.